УДК 581.48 : 582.86

© Т. Д. Вышенская

СТРУКТУРА СЕМЯН ПОРЯДКА *MYRTALES*: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПРИЗНАКОВ, ИХ ЭВОЛЮЦИЯ, ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РОДСТВО

T. D. VYSHENSKAYA. SEED STRUCTURE OF THE ORDER *MYRTALES*: COMPARATIVE ANALYSIS OF CHARACTERS, THEIR EVOLUTION, TAXONOMIC RELATIONSHIP

Проведен сравнительный анализ структуры семени 16 семейств пор. *Myrtales*. Рассмотрено большое число признаков: внешняя морфология семени в ее связи с характеристиками плода, наличие, структура и развитие стерильных семяподобных образований, тип семязачатка, анатомическое строение семязачатка и кожуры зрелого семени, строение зародыша и тип прорастания. Оценены диагностическое значение и тенденции эволюционного развития анализируемых признаков и их комплексов. Установлено, что основные направления эволюции признаков связаны с большой изменчивостью размера семени, структуры семенной кожуры и морфологического типа зародыша; разнообразие структурных характеристик у ряда семейств, и прежде всего у *Myrtaceae*, превосходит разнообразие таковых у отдельных семейств порядка. Оценено таксономическое родство семейств и таксонов внутрисемейственного ранга по признакам структуры семени.

Структура семян представителей пор. *Myrtales* была исследована в большом числе работ, посвященных отдельным таксонам — видам, родам, группам родов, реже — трибам, подсемействам или семействам. Общие внешнеморфологические характеристики плода, семени, семязачатка (редко), зародыша и проростка по семействам приведены в ряде систематических сводок и флор, опубликованных в период с XVIII в. и до наших дней (Gaertner, 1788; De Candolle, 1844; Bentham, 1866; Le Maout, Decaisne, 1868; Baillon, 1877; Lubbock, 1892; Engler, Prantl, 1893; Engler, 1964; Hutchinson, 1973; Жизнь растений, 1981, и др.).

Анатомические данные, в том числе строение семенной кожуры, впервые обобщены в сводке F. Netolitzky (1926), а затем в фундаментальной сводке E. Corner (1976), в которой приведены подробные характеристики строения семени и семязачатка у представителей многих (но не всех, если исходить из современного подразделения порядка) семейств пор. *Myrtales*, их сравнительный анализ, а также обширный список литературы. До сегодняшнего дня выводы Corner остаются основой для выявления родственных отношений между таксонами порядка по структуре семени; далее мы неоднократно будем обращаться к ним.

После 1976 г. появился ряд систематических и сравнительно-морфологических исследований, посвященных непосредственно пор. *Myrtales* и сем. *Myrtaceae*, в которых наряду с другими признаками суммируются данные по анатомии семенной кожуры, строению зародыша и эмбриологии, однако довольно обобщенно или избирательно (Briggs, Johnson, 1979; Tobe, Raven, 1983a; Dahlgren, Thorne, 1984; Johnson, Briggs, 1984; Landrum, Stevenson, 1986, и др.). Следует отметить также некоторые эмбриологические сводки по покрытосеменным в целом, включающие в себя характеристики семейств пор. *Myrtales* (Поддубная-Арнольди, 1982; Сравнительная эмбриология..., 1985; Johri et al., 1992).

В последние годы (после исследований Corner и работ, учтенных им) особый вклад в исследование конкретных семейств и таксонов более низкого ранга внесли H. Tobe и R. Raven, опубликовавшие серию эмбриологических статей, в которых

впервые привели данные о строении семенной кожуры и ряд других характеристик семени в семействах *Heteropyxidaceae*, *Alzateaceae*, *Rhynchocalycaceae*, *Penaeaceae*, *Oliniaceae* и *Crypteroniaceae* (Tobe, Raven, 1983b, 1984a—d, 1987a—c, 1990).

Среди публикаций, посвященных исследованию различных представителей сем. *Myrtaceae*, после работы Corner следует назвать работы T. Hartley и L. Craven (1977), посвященные изучению структуры и развития семени у *Acmena*; W. Dawson (1977, 1978a, b) — у *Tristania*, *Callistemon* и *Baeckea* (продолжение серии его многочисленных публикаций, начатой ранее); R. Landrum с соавт. (Landrum, 1981, 1982, 1986, 1990; Landrum, Stevenson, 1986; Landrum, Sharp, 1989) — у представителей *Myrtoideae* (прежде всего о зародыше); P. Wilson и J. Waterhouse (1982) — у видов рода *Tristania* (в котором они выделяют 5 родов, используя признаки морфологии семени и зародыша); B. Hyland (1983) — в группах *Syzygium* и *Acmena*; A. van Wyk и R. Botha (1984) — у видов рода *Eugenia*; M. Sedgley с соавт. (Sedgley, 1989; Sedgley et al., 1989) — изучению строения фертильных и абортивных семян и овулоидов у видов *Eucalyptus* (с использованием сканирующей электронной микроскопии).

Следует отметить работы по морфологии семени и зародыша у представителей *Memecyleae* (Bremer, 1981; Jacques-Felix, 1985; Morley, 1989, 1993), а также работы S. Renner (1987, 1989a, b) по микроскульптуре семени видов *Melastomatoideae*.

Последняя по времени сводка, включающая в себя характеристики всех изученных представителей 16 семейств пор. *Myrtales*, опубликована в 5 томе «Сравнительной анатомии семян» (Вышенская, 1996; Титова, 1996; Шабес, Морозова, 1996). В этих характеристиках обобщены все доступные авторам литературные источники (их более 200) и содержатся подробные описания признаков морфологии плода и семени, строения семязачатка, семенной кожуры, зародыша, прорастания семени (сопровождается это все обширным иллюстративным материалом).

Предлагаемая вниманию читателей статья базируется на фактическом материале этой сводки. В первом разделе статьи проведен сравнительный анализ всех изученных признаков у представителей семейств пор. *Myrtales* и таксонов внутрисемейственного ранга. В подразделах, посвященных конкретным признакам, проанализированы их диагностическое значение и тенденции эволюционного развития. Мы не даем литературных ссылок на конкретные таксоны, упоминаемые в первом разделе данной статьи, так как они приведены в «Сравнительной анатомии семян» (1996). Во втором разделе статьи оценивается близость таксонов различного ранга на основе проанализированных признаков строения семени.

Пор. *Myrtales* рассматривается нами в соответствии с системой А. Л. Тахтаджяна (1987). В него включены 3 подпорядка и 16 семейств: *Myrtineae* (*Psyloxylaceae*, *Heteropyxidaceae*, *Myrtaceae*, *Alzateaceae*, *Rhynchocalycaceae*, *Penaeaceae*, *Oliniaceae*, *Combretaceae*, *Crypteroniaceae*, *Melastomataceae*, *Lythraceae*, *Punicaceae*, *Duabangaceae*, *Sonneratiaceae*); *Onagrineae* (*Onagraceae*); *Trapineae* (*Trapaceae*). (На специальном симпозиуме XIII Международного ботанического конгресса (Сидней, 1981 г.), посвященном пор. *Myrtales* (Raven, 1984), был принят другой список семейств: подсем. *Memecyloideae* сем. *Melastomataceae* рассматривается в ранге отдельного сем. *Memecylaceae*, а семейства *Lythraceae*, *Punicaceae*, *Duabangaceae*, *Sonneratiaceae* — в ранге подсем. *Lythraceae*). Относительно сем. *Myrtaceae* мы в отличие от А. Л. Тахтаджяна принимаем систему L. Johnson и B. Briggs (1984), сделавших кладистический анализ этого семейства и отвергших традиционное деление его на подсемейства (*Leptospermoideae* и *Myrtoideae*) и трибы. Johnson и Briggs (1984) выделяют в сем. *Myrtaceae* (временно) неформальные таксономические единицы — группы (groups, alliances) и подгруппы (suballiances), приблизительно соответствующие трибам и подтрибам.

Сравнительный анализ признаков

Морфология семени

Семена в пределах порядка чрезвычайно разнообразны как по внешней морфологии, так и по внутренней структуре. Наиболее крупные по размерам семена коррелируют с малосемянными и 1-семянными невскрывающимися плодами — ягодо- и костянкообразными, реже — сухими (у представителей *Myrtaceae*: *Eugenia*, *Syzygium*, *Acmena* и др.; *Combretaceae*: *Terminalia*; *Melastomataceae*: *Memecylon*, *Mouriria*, *Trapaceae*). Мелкие семена очень часто развиваются в многосемянных плодах типа коробочки (у *Myrtaceae*: в группах *Metrosideros*, *Leptospermum*, *Eucalyptus* и др.; *Alzateaceae*; *Heteropyxidaceae*; *Melastomataceae*: у многих представителей *Melastomatoideae*; *Lythraceae*; *Duabangaceae*; *Sonneratiaceae*; *Onagraceae*). Мелкие семена иногда встречаются также в ягодах, порой чрезвычайно многосемянных (например, у *Psidium* из миртовых, у *Bellucia* из меластомовых). Особняком стоит группа *Chamaelaucium* из семейства миртовых, где очень мелкие семена заключены также в крайне мелкие 1—2-семянные ореховидные плоды.

Присемянники (истинные ариллусы) широко распространены только у представителей *Penaeaceae*.

Рубчик на семенах в большей или меньшей степени морфологически выражен в семействах *Myrtaceae* (у представителей *Myrtoideae* s. str., в группе *Chamaelaucium*), *Penaeaceae*, *Melastomataceae* (*Memecyleae*).

Рафе часто выражено у семян, развивающихся из анатропных семязачатков. У пахихалазальных семян (как, например, у *Eugenia*, *Combretum*) рафе может охватывать все семя или бо́льшую его часть. Ткани рафе могут участвовать в образовании крыла семени, как, например, у *Lagerstroemia* (*Lythraceae*), *Purpureostemon* (*Myrtaceae*), *Alzatea* и др.

Развитие крыльев на семени (или тенденция к их формированию — образованию ребер, гребней и т. п.) характерно для целого ряда семейств пор. *Myrtales*. У *Heteropyxidaceae* и *Crypteroniaceae* сформированы микропилярное и халазальное крылья. Крылья (одно, несколько или циркульное окрыление) появляются также у некоторых представителей *Myrtaceae* (у *Eucalyptus* и отдельных видов родов *Metrosideros* и *Leptospermum*), *Lythraceae*, в семействах *Alzateaceae*, *Duabangaceae*; есть тенденция к образованию крылатых семян у *Melastomataceae* (в трибах *Merianieae* и *Dissochaeteae*). Крылья, образованные тканями фуникулуса, интегумента, рафе или комбинированным способом, можно в широком понимании рассматривать как присемянники.

Весьма характерной чертой пор. *Myrtales* является наличие стерильных матуратных семяподобных образований (преимущественно в многосемянных плодах-коробочках), значительно преобладающих по числу над фертильными семенами. Они изучены в основном у *Myrtaceae* (у *Eucalyptus*, в группе *Metrosideros* и др.), отмечены также у *Alzateaceae*, *Melastomataceae*, *Combretaceae*. Внешнеморфологически они выстраиваются в ряд от чешуек до образований, почти неотличимых от фертильных семян по форме и размеру. Экономический расход растения (дерева или кустарника) на массовое производство «стерильных семян», очевидно, очень велик, что требует истолкования. Можно предполагать, что существует по крайней мере один функциональный аспект: стерильные семена выполняют роль защитного упаковочного материала для единичных фертильных семян в плодах растений, часто принадлежащих сообществам пирофитов, у которых семенное размножение очень эффективно и является единственным способом воспроизводства. Плоды таких растений с жизнеспособными семенами часто сохраняются в кронах деревьев в течение ряда лет.

Семязачатки

Семязачатки у всех представителей пор. *Myrtales* крассинуцеллятные, чаще анатропные; кампилотропные семязачатки встречаются у *Myrtaceae* (у многих *Myrtoideae* s. str., в группах *Arillastrum* и *Acmena*), *Oliniaceae*, у ряда представителей *Melastomataceae* и *Onagraceae* (*Clarkia*); гемианатропные — у *Myrtaceae* (у представителей групп *Metrosideros* и *Eucalyptus*), *Oliniaceae*, иногда — у *Melastomataceae*; субкампилотропные — у некоторых меластомовых; анакампилотропные — у ряда олиниевых. Очень редко рядом с анатропными семязачатками в одной завязи находят ортотропные семязачатки (например, у *Psidium*, видов *Melastomataceae*), что является, по всей видимости, следствием взаимного сжатия в гнезде завязи.

Как наружный, так и внутренний интегументы к моменту оплодотворения немногослойны и состоят, как правило, из 2 слоев клеток в толщину. Однако у некоторых миртовых, комбретовых, меластомовых, литровых (*Cuphea*), онагровых, и особенно у *Olinia*, *Punica*, *Trapa*, наружный интегумент более многослойный (например, у *Trapa* его толщина доходит до 8 слоев, а в зоне халазы — до 15). Толщина внутреннего интегумента редко превышает 2 клетки (например, у *Arillastrum*). Значительное увеличение числа слоев наружного интегумента происходит у ряда видов уже после оплодотворения. Единственный интегумент закладывается только у *Syzygium*, *Symphyomyrtus* и, по-видимому, у *Acmena*.

На основе данных развития семязачатка подтверждается наличие пахихалазальности у представителей *Myrtaceae* (*Eugenia*), *Combretaceae* (*Combretum*, *Poivrea*) и *Trapa*: один или оба интегумента останавливаются в росте и замещаются халазальной тканью.

Микропиле в пределах *Myrtales* практически везде сформировано обоими интегументами, в единичных случаях — только внутренним (у *Myrtaceae*: *Eucalyptus*, *Angophora*, *Darwinia*, *Thryptomene*, *Wehlia*; *Melastomataceae*: *Votomita*; *Combretaceae*: *Guiera senegalensis*; и, видимо, у *Sonneratiaceae*; *Alzateaceae*; *Rhynchocalycaceae*).

Нуцеллярный колпачок развивается у большинства *Combretaceae*, *Melastomataceae*, у отдельных литровых. Отличительной чертой *Cuphea* является значительное развитие нуцеллуса над зародышевым мешком.

Гипостаза формируется в семязачатках рода *Psidium* (единственного рода из миртовых), а также характерна для олиниевых, меластомовых (кроме трибы *Memecyleae*), большинства литровых, соннератиевых и *Trapa*.

Стерильные семена образуются из абортивных или анормальных семязачатков либо из овулоидов. У абортивных семязачатков формируется нормальный зародышевый мешок, а отклонения в развитии происходят позднее (например, при формировании эндосперма или зародыша; в частности, появление абортивных семязачатков может быть связано с несостоявшимся оплодотворением). У анормальных семязачатков наблюдаются нарушения на стадии формирования зародышевого мешка. У овулоидов зародышевый мешок вообще не формируется, могут не доразвиться интегументы и даже не сформироваться археспориальная клетка. В пределах наиболее полно изученного в этом аспекте сем. *Myrtaceae* просматривается тенденция к прогрессивной редукции избыточных овулярных структур, которая в онтогенезе проявляется на все более ранних стадиях их развития.

Строение семенной кожуры

По строению семенной кожуры семейства пор. *Myrtales* очень разнообразны, но недостаточно изучены, чтобы сделать окончательные выводы. Типовых признаков, объединяющих все семейства порядка, практически нет, за исключением того, что теста всегда является важной составляющей частью семенной кожуры, а иногда и единственной.

Для большинства представителей *Myrtales* типичной чертой является наличие в семенной кожуре лигнифицированной склеренхимы. Строение тесты — от очень

многослойной, разнообразно дифференцированной до малослойной или 1-слойной (причем признак многослойности тесты может не иметь особой диагностической значимости). В ней могут быть специализированы экзотеста, более или менее склеренхимная мезотеста и кристаллоносная и (или) склеренхимная эндотеста (иногда кристаллы содержатся также в клетках мезотесты); в различных слоях тесты могут откладываться танины. Тегмен немногослойный, сохраняется и дифференцируется по-разному. Для целой группы семейств характерно формирование механического слоя экзотегмена (иногда совместно с мезотегменом), состоящего обычно из узких волокон, чаще пористых или трахеидальных. Специализированный эндотегмен встречается значительно реже, в нем могут аккумулироваться танины.

Corner (1976) разделяет семейства пор. *Myrtales* на 2 группы по признаку отсутствия (группа I) или наличия (группа II) волокнистого экзотегмена. На основании этого он, а вслед за ним Johnson и Briggs (1984) предлагают выделять 2 порядка — *Myrtales* (группа I) и *Lythrales* (группа II).

В группу I попадают семейства *Heteropyxidaceae*, *Psiloxylaceae*, *Myrtaceae*, *Alzateaceae*, *Rhynchocalycaceae*, *Crypteroniaceae* и *Melastomataceae*, в группу II — семейства *Combretaceae* (не в полном объеме), *Lythraceae*, *Punicaceae*, *Duabangaceae*, *Sonneratiaceae*, *Onagraceae* и *Trapaceae*; по последним данным, тегмен, сложенный из волокон, лишенных пор, характерен также для семейств *Penaeaceae* и *Oliniaceae*.

Однако при отмеченном между группами различии в специализации тегмена наблюдается значительное их сходство по многим признакам структуры тесты. В обеих группах число слоев тесты варьирует от большого до незначительного. Наиболее многослойная теста в группе I характерна для некоторых *Myrtaceae* (для представителей *Myrtoideae* s. str., особенно *Psidium*, для пахихалазальных видов *Eugenia* и унитегмального *Syzygium*), *Melastomataceae* (для подсем. *Memecyloideae*), в группе II — для *Lythraceae* (особенно для крупных семян *Lagerstroemia*, *Lawsonia*, *Lafoensia*), *Punicaceae*, *Sonneratiaceae*, *Trapaceae*.

Тенденция к редукции тесты ярче проявляется в группе I. Относительно немногослойная теста характерна для *Eucalyptus* и *Arillastrum* (*Myrtaceae*), 2-слойная (а иногда всего лишь 1-слойная) — для групп *Metrosideros*, *Leptospermum* и *Chamelaucium* (*Myrtaceae*), а также для семейств *Heteropyxidaceae*, *Alzateaceae*, *Rynchocalycaceae*, *Melastomataceae* (преимущественно для подсем. *Melastomatoideae* с более мелкими, чем у *Memecyloideae*, семенами). В группе II малослойная теста встречается реже: у *Onagraceae* (5 слоев и менее), *Duabangaceae* (2—4), *Crypteroniaceae* (2—3), у некоторых *Combretaceae* (до 2 слоев у видов *Terminalia*).

Клетки наружного клеточного слоя — экзотесты — могут по-разному разрастаться, склерифицироваться, аккумулировать пигменты или слизи; при этом образуются богатая скульптура поверхности и чрезвычайно специфичные внутренние структуры. В группе I экзотестальные семена характерны для меластомовых (клетки экзотесты в виде высокой укрепленной палисады), разных групп *Myrtaceae* и *Rynchocalycaceae* (утолщены клеточные стенки, особенно наружные). Танины в клетках экзотесты отмечаются у ряда *Myrtaceae*, *Heteropyxidaceae*, танины и слизи — у *Eucalyptus*. Значительно скульптурированная поверхность семени среди миртовых характерна для *Eucalyptus*, а также для *Melastomataceae* и *Onagraceae*. У меластомовых микроскульптура поверхности семени имеет диагностическое значение на уровне триб.

В группе II наиболее своеобразна сильно развитая палисадная саркотеста у *Punica*; палисадовидная экзотеста с более или менее утолщенными клеточными стенками встречается у литровых; у *Lythrum* и *Cuphea* описаны не обнаруженные в других семействах внутренние слизевые волоски (специализация внутри семейства). Таниноносная экзотеста, обычно тонкостенная, формируется у *Lumnitzera* (*Combretaceae*), в семействах *Duabangaceae* и *Sonneratiaceae*.

Мезотеста, особенно многослойная, в семенах обеих групп имеет, как правило, более или менее развитую склеренхиму, которая распределяется по-разному. Ее клетки рассеяны или локализованы либо в гиподерме, либо во внутренних слоях тесты. Иногда склеренхима составляет всю мезотесту или бóльшую ее часть. Пол-

ностью склеренхимная мелкоклеточная теста развивается в синусе изогнутых (кампилотропных) семян у представителей *Myrtoideae* s. str. У *Combretaceae* склеренхимные элементы в мезотесте (а иногда и в эндотесте) могут быть представлены трахеидальными клетками (например, у видов *Terminalia* и *Quisqualis*). Помимо лигнифицированных склереид, в мезотесте встречаются кристаллоносные, суберинизированные и слизевые клетки (у *Eucalyptus*). Иногда бóльшая часть тесты кристаллоносная (у *Lagerstroemia* и *Ammania* из *Lythraceae*, *Duabanga*).

Эндотеста может быть продолжением склеренхимной мезотесты (например, у видов *Terminalia*); часто она кристаллоносная. В группе I кристаллический слой выражен у *Heteropyxidaceae* и ряда представителей *Myrtaceae*; среди миртовых он характерен для *Eucalyptus* (причем разнообразие кристаллов может быть специфичным для внутриродовых объединений), *Arillastrum* (здесь это основной слой семенной кожуры в виде толстостенной палисады), встречается в пределах групп *Metrosideros* и *Leptospermum*, а в группе *Myrtus* он, по-видимому, редуцирован (отмечен только на ранних стадиях развития у *Psidium*). В группе II кристаллоносная эндотеста наблюдается у *Crypteroniaceae* и некоторых *Lythraceae*, *Duabangaceae*, *Onagraceae*. Формирование кристаллического слоя может служить диагностическим признаком для таксонов разного ранга — от семейств до групп, соответствующих трибам и подтрибам, или для еще более мелких (особенно у *Myrtaceae*).

Васкуляризация тесты крайне редка. Она отмечается у пахихалазальных семян, унитегмального *Syzygium*, *Pimenta*, видов *Memecylon*. Проводящие элементы располагаются в мезотесте.

Что касается тегмена, то его специализация в группе I проявляется слабо; здесь скорее можно говорить о тенденции к утрате тегмена. Чаще всего клеточные слои тегмена сдавливаются или совсем разрушаются (у *Myrtaceae*: *Arillastrum*, у видов *Eucalyptus*, *Myrtoideae* s. str., в группе *Acmena*; у *Melastomataceae*). Случаи сохранности тегмена в зрелом семени известны у представителей *Myrtaceae*: у пахихалазальных видов *Eugenia* (сохраняется, очевидно, в интегументальной части семенной кожуры эндотегмен с утолщенными стенками), в группах *Metrosideros*, *Leptospermum* и *Chamelaucium*, а также у *Heteropyxidaceae*. У представителей 2 последних семейств сохраняющийся слой экзо- или эндотегмена может быть танинbackносным. Иногда тегмен, специализированный в молодом семени (например, 2 слоя суберинизированных клеток у *Eucalyptus*, слой эндотегмена с нелигнифицированными спиральными утолщениями стенок у *Psidium*), разрушается при созревании.

У представителей группы II («экзотегминальной») в зрелых семенах сохраняется от 1 до 3 клеточных слоев тегмена (даже если в молодом семени он был более многослойным). Помимо специализированного экзотегмена, это может быть эндотегмен плюс (реже) мезотегмен. Узкий слой экзотегмена для всей группы обычно характеризуется как волокнистый (или фиброзный), однако по структурным элементам он в различных таксонах далеко неоднороден.

Слой экзотегмена может быть сложенным из трахеидальных волокон со спиральными, кольчатыми, веретеновидными или субретикулярными утолщениями стенок, что наиболее характерно для *Lythraceae*, отмечено для *Combretaceae* (*Terminalia*), либо из нетрахеидальных волокон с утолщенными стенками без пор (для *Lythrum*, по-видимому, у *Axinandra* из *Crypteroniaceae*, *Penaeaceae*, *Oliniaceae*), либо не из волокон, а их трахеидальных клеток, удлиненных в большей (у *Punicaceae*, *Trapaceae*) или меньшей (у *Sonneratiaceae*) степени. Отметим, что у целого ряда комбретовых, по всей вероятности, пахихалазальных (*Combretum*, *Poivrea*, виды *Terminalia*), фиброзно-трахеидальный эндотегмен не выражен. Иногда склеренхимные элементы «экзотегмена» располагаются в 1—2 слоя, тогда 2-й слой относится к мезотегмену (у *Trapaceae*) или к эндотегмену (у *Oliniaceae*, у некоторых *Terminalia*, *Lythrum*). В других случаях сохраняющийся мезотегмен неспециализирован (у *Crypteroniaceae*, *Axinandra*, *Sonneratiaceae*). Эндотегмен может быть танинbackносным (у *Crypteroniaceae*, *Duabangaceae*, у последних в зрелости разрушается) или неспециализированным (у *Punicaceae*, *Sonneratiaceae*).

Структурирование семенных покровов в зонах микропиле, халазы, рубчика, рафе и пахихалазальность семян — это признаки достаточно узкой специализации внутри порядка, характерные лишь для отдельных таксонов, как правило, родового или внутриродового ранга.

Микропиле является более или менее анатомически дифференцированным образованием у некоторых *Eucalyptus*, представителей *Myrtoideae* s. str., видов *Terminalia*, *Duabanga*, *Trapa*. Наиболее сложно оно устроено у семян последнего рода: здесь образуется «пробка», составленная из клеток экзостома и эндостома и эпистазы.

Халаза у подавляющего большинства представителей *Myrtales* простая. Иногда в ней сохраняется специализированная ткань гипостазы (из танионосных клеток с утолщенными клеточными стенками, как, например, у *Trapa*). Наиболее структурированная халаза характерна для *Eucalyptus*; у *Olinia* она сильно васкуляризирована; у видов *Terminalia* в ней обильно развиваются трахеидальные клетки.

Что касается пахихалазальной тесты, встречающейся только у *Eugenia* и представителей *Combretaceae*, то ее формирование либо является узкой специализацией в пределах отдельного семейства, а именно его отдельного рода (*Eugenia*), либо представляет собой более широкую тенденцию в эволюции семейства (*Combretaceae*), причем она может проявляться или не проявляться в пределах одного рода (*Terminalia*). Пахихалазальность, как правило, коррелирует с крупными семенами 1-семянных невскрывающихся плодов. Возможно, пахихалазальным по своей природе является и единственный интегумент у *Syzygium*. Теста у пахихалазальных семян обычно васкуляризована.

Рубчик в пределах порядка анатомически исследован очень слабо. Среди *Myrtaceae* склеренхимный танионосный рубчик отмечен у эвкалиптов; мощный склеренхимный рубчик характерен для меластомовых (*Memecylon* и *Mouriria*). У некоторых таксонов рубчик и рафе иногда морфологически не выражены, а представляют собой внутреннюю часть семени и могут быть идентифицированы только анатомически. Так, у *Spathandra* (*Memecyloideae*) разрастающаяся ткань рубчика занимает центральную часть семени (напоминает разветвленное межсемядольное включение, наблюдаемое среди *Myrtaceae* у *Acmena* и родственных родов). В другом подсемействе меластомовых (у представителей *Melastomatoideae*) в семени различают так называемую «крышечку», представляющую собой внутренний склеренхимный слой зоны ариллоидного рафе (иногда крышечку относят к тканям рубчика или фуникулуса). У представителей обоих подсемейств меластомовых с кампилотропными семенами от зоны рафе внутрь семени внедряется септа корневого кармашка. Не исключена возможность того, что рафе меластомовых — это реликт более крупного ариллоидного образования.

Очевидно, что при «овнутрении» таких структур, как рафе, рубчик, фуникулус, плацента и их производных, граница между их тканями нередко утрачивается и они становятся единым структурным комплексом.

Семенная кожура абортированных семян состоит обычно из 1—2, реже — из нескольких слоев склеренхимной тесты, клетки которой, особенно экзотесты, сильно разрастаются; кристаллический слой эндотесты, как правило, не развит (исключение составляют, по-видимому, некоторые эвкалипты). Семенная кожура овулоидов состоит из редуцированной тесты или из тесты и тегмена.

Зародыш

У всех *Myrtales* в зрелых семенах эндосперм отсутствует; их внутреннюю полость занимает зародыш, чрезвычайно разнообразный по своей морфологии в пределах порядка. Он прямой или в различной мере изогнутый, семядоли от хорошо развитых до крошечных, от фолиарных до массивных, от плоских до разнообразно складчатых. Различные линии эволюции зародыша особенно отчетливо прослеживаются в крупных семействах с большим разбросом по размеру семян. Можно выделить следующие морфологические типы зародыша: аксиально-котилярный, или котилярно-аксиаль-

ный (с развитыми осью и семядолями, причем развитие их соразмерное или с преобладанием одной из частей), котилярный (со значительным преобладанием семядолей, обычно массивных, и почти редуцированной осью) и гипокотилярный (со значительным преобладанием гипокотиля и почти неразвитыми семядолями).

В большинстве семейств (за исключением крайне полиморфных по строению зародыша *Myrtaceae* и *Melastomataceae*, рассматриваемых далее) зародыш прямой, реже изогнутый (у *Sonneratаceae*), с преобладанием семядолей (котилярно-аксиальный у *Rynchocalycaceae*, большинства *Lythraceae*, *Punicaceae*, *Duabangaceae*, *Onagraceae*) или оси (аксиально-котилярный у *Penaeaceae*, *Crypteroniaceae*, *Sonneratiaceae*); у комбретовых превалирует котилярный зародыш (за исключением *Lumnitzera* и *Laguncularia* с развитой осью). Семядоли могут быть либо фолиарными — плоскими (у *Alzateaceae*, некоторых *Lythraceae*, *Duabangaceae*(?), *Crypteroniaceae*), складчатыми или извитыми (у *Rynchocalycaceae*, *Penaeaceae*, *Oliniaceae*, некоторых *Combretaceae* (*Terminalia*) и *Lythraceae*, *Punicaceae*, *Sonneratiaceae*), мясистыми (плоско-выпуклыми у *Psyloxylaceae* и *Onagraceae*; продольно-складчатыми, скрученными или скомканными у многих видов *Combretum*) либо массивными (у представителей комбретовых: у видов *Combretum*, *Strephonema*, *Calopyxis*, *Cacoucia*, *Terminalia kaernbachii* — 3—4 семядоли в виде сегментов шаровидного зародыша; у *Trapa* почти весь зародыш представляет собой одну семядолю, а другая редуцирована до чешуйки).

У *Melastomataceae* в обоих подсемействах встречается как прямой, так и изогнутый зародыш, в обоих есть гетерокотилия. У *Memecyloideae* зародыш преимущественно котилярный: у *Memecylon* он согнутый, с варьирующей по размеру осью и семядолями от фолиарных до массивных сложенных; у *Mouriria* он прямой, с массивными полусферическими семядолями; у *Warneckea* он слегка изогнутый, с массивными неравными семядолями, причем одна из них может практически полностью утрачиваться. У более мелких семян *Melastomatoideae* зародыш аксиально-котилярный, семядоли развиты незначительно.

Наибольшее морфологическое разнообразие зародыша среди *Myrtales* наблюдается в сем. *Myrtaceae*. Здесь реализуются все названные морфологические типы и их переходы. Прямой зародыш с развитыми осью и семядолями, иногда значительными и разнообразно упакованными, встречается у групп таксонов с плодами-коробочками (в группах *Metrosideros*, *Eucalyptus*, *Arillastrum*). У таксонов этих групп вокруг зародышевого корня часто развивается обвертка гипокотиля. В группе *Chamaelaucium* зародыш преимущественно гипокотилярный. У *Myrtoideae* s. str. морфология зародыша служит основным систематическим критерием в пределах группы; зародыш здесь либо изогнутый аксиально-котилярный, с плоскими, довольно незначительными семядолями (в группах *Myrtus* и *Myrcia*), либо гипокотилярный, с осью от спирально-извитой до прямой раздутой (в группе *Cryptorhiza*), либо котилярный, с массивными семядолями, иногда срастающимися между собой (в группе *Eugenia*). У родов *Kjellbergiodendron*, *Lindsayomyrtus* и *Whiteodendron*, сближаемых с группой *Acmena*, зародыш котилярного типа, прямой или с изогнутой осью и массивными или мясистыми семядолями. У *Kjellbergiodendron* и *Whiteodendron* семядоли неравной величины. В группе *Acmena* зародыш котилярный, с массивными семядолями, причем у *Syzygium* они иногда руминированы. В различных таксономических группах отмечаются не специфичные для них зародыши переходных типов.

Итак, сравнительный анализ показывает, что в различных таксонах пор. *Myrtales* реализуется несколько основных линий дивергентного развития зародыша. Котилярный зародыш с массивными семядолями (в том числе редуцированными до 1), как правило, преобладает у крупных семян, входящих в состав 1-семянных невскрывающихся плодов. У некоторых *Myrtaceae* котилярный зародыш, имеющий тенденцию к срастанию массивных семядолей при почти полной редукции оси (виды *Eugenia* и др.), в значительной мере утрачивает морфологическую расчлененность.

Другая линия развития, приводящая к морфологически нерасчлененному гипокотилярному зародышу (в группе *Chamaelaucium*), характерна для мелких и очень мелких семян.

В свою очередь можно выделить две тенденции развития зародыша с развитыми осью и семядолями. Одна из них направлена на увеличение площади фолиарных семядолей и выработку разнообразных способов их упаковки (здесь преобладают конволютные семядоли), другая приводит к значительному уменьшению размеров семядолей (они обволютно-конволютные, обволютные (вложенные друг в друга) или плоские, сложенные «лицом к лицу», от более или менее широких до узких). Описанные переходы могут осуществляться внутри крупного рода (например, *Tristania* s. l.) или группы родов.

Миниатюризация семян связана не только с гипокотилярным, но и с аксиально-котилярным типом зародыша.

Запасающие вещества в зародыше изучены далеко не полно. Это преимущественно масла и белки. Они характерны для большинства *Myrtaceae*, *Combretaceae*, *Lythraceae*, *Punicaceae*, *Onagraceae*. Особенно богат маслами зародыш *Terminalia catappa* L. из комбретовых (до 50 % его объема). Значительно реже отмечается крахмал у *Eugenia* (здесь это основное запасающее вещество, локализующееся в семядолях), представителей группы *Myrtus* (локализуется в гипокотиле) и меластомовых (*Memecylon*, *Melastoma malabathricum* L.). Крахмал наряду с белками и маслами откладывается у *Trapa*.

В клетках зародыша встречаются иногда друзы оксалата кальция (у *Terminalia catappa*, *Eucalyptus*, *Angophora*; у 2 последних отмечаются в алейроновых зернах). Крахмал отсутствует у *Lythraceae* и *Punicaceae*, а белки — у некоторых *Onagraceae*. Секреторные полости с эфирными маслами часто отмечаются в зародышах *Myrtaceae*.

Хлорофилл в зародышах встречается спорадически. Он описан у представителей *Eugenia*, *Acmena*, *Tristaniopsis laurina*, видов *Melaleuca*, *Psidium* (*Myrtaceae*), у *Laguncularia* (*Combretaceae*), *Sonneratia*. У *Eugenia myrtifolia* DC. замечена корреляция между наличием крахмала и хлорофилла. Таксономических выводов в связи с распределением признака хлорофиллоносности зародыша в порядке пока сделать нельзя (Dahlgren, Thorne, 1984).

Прорастание

Прорастание семян у *Myrtales* исследовано крайне отрывочно. У изученных по этому признаку представителей *Myrtaceae*, *Combretaceae*, *Melastomataceae*, *Lythraceae*, *Punicaceae*, *Onagraceae* оно преимущественно надземное. Криптокотилия встречается только у ярко выраженных котилярных зародышей с массивными семядолями: среди *Myrtaceae* — в группах *Eugenia* и *Acmena*, а также, по-видимому, у *Kjellbergiodendron*; среди *Combretaceae* — у *Combretum sundaicum* Miq. (с почти неразвитой осью); среди *Melastomataceae* — у *Mouriria*. Криптокотилия характерна также для *Trapa* с его единственной огромной семядолей. Следует отметить, что у видов *Clarkia* (*Onagraceae*) с массивными семядолями прорастание надземное. У гипокотилярных зародышей с крайней редукцией семядолей криптокотилия не зафиксирована.

Таксономическое родство по признакам структуры семени

Пор. *Myrtales* среди покрытосеменных оценивают как наименее противоречивый и один из наиболее четко обособленных в систематическом отношении (Dahlgren, Thorne, 1984; Raven, 1984).

В пределах порядка наиболее архаичной монофилетической группой считается родственная группа семейств *Psyloxylaceae*, *Heteropyxidaceae*, *Myrtaceae* (Dahlgren, Thorne, 1984; Тахтаджян, 1987); 2 первых семейства иногда характеризуются как ранние боковые ответвления внутри *Myrtaceae* (см.: Raven, 1984). У *Psyloxylaceae* семенная кожура не изучена, известно только, что в ней отсутствует кристаллический слой, что характерно также для ряда представителей *Myrtaceae*. *Heteropyxidaceae* по

танинонoсной экзотесте, кристаллической эндотесте и танинонoсному эндотегмену (Tobe, Raven, 1987c) соответствует группам *Eucalyptus* и *Leptospermum*.

В пределах *Myrtaceae* преимущественно подтверждается по строению семенной кожуры разделение семейства на роды с плодами-ягодами и плодами-коробочками (традиционно выделяемые подсемейства *Myrtoideae* и *Leptospermoideae*; см. также: Corner, 1976). У первых семена пантестальные, обычно с многослойной тестой, кристаллический слой отсутствует; у вторых теста немногослойная, семена, как правило, экзотестальные, часто развита кристаллическая эндотеста. Переходы между этими 2 типами обнаруживаются в семенной кожуре у *Eucalyptus*; отклоняющимся по признаку более многослойной тесты является род *Arillastrum*. Наиболее упрощена по структуре семенная кожура у представителей групп *Leptospermum* и *Chamelaucium*. В группе ягодоплодных у *Eugenia* теста может быть неспециализированной (Corner, 1976).

Среди *Myrtaceae* совершенно не изучено строение семенной кожуры у 3 систематически обособленных родов — *Whiteodendron*, *Kjellbergiodendron* и *Lindsayomyrtus*, а также в группах *Backhousia*, *Osbornia* и *Acmena*. В последней группе необходимо исследовать развитие семенной кожуры у унитегмального *Syzygium* и у представителей подгруппы *Acmena*, где покровы зрелого семени редуцируются. Corner (1976) считает, что по строению тесты *Myrtaceae* сравнимы с *Rosaceae*, *Rutaceae* и *Theaceae*.

В единую группу можно объединить семейства *Alzateaceae* и *Rhynchocalycaceae*. Они сходны по малослойной, преимущественно экзотестальной семенной кожуре, отсутствию кристаллического слоя, микропиле, сформированному только эндостомом, и прямому, более или менее соразмерному (по соотношению семядолей и гипокотиля) зародышу. Однако у *Alzatea* семядоли плоские, а у *Rhynchocalyx* — завернутые внутрь.

Относительно близки друг другу семейства *Penaeaceae* и *Oliniaceae* по малослойной семенной кожуре в зрелом семени, наличию кристаллического слоя эндотесты и сохраняющемуся тегмену, состоящему из нетрахеидальных волокон, лишенных пор. Однако у *Oliniaceae* выражен только экзотегмен, а у *Penaeaceae* — экзо- и эндотегмен. Кроме того, у *Oliniaceae* семязачаток кампилотропный, наружный интегумент 3—5-слойный, в зародыше преобладают семядоли, а у *Penaeaceae* наружный интегумент 2-слойный, семядоли небольшие.

У *Crypteroniaceae*, имеющих малослойные тесту и тегмен, строение семенной кожуры варьирует в пределах семейства. Только *Crypteronia* имеет эндотесту в виде кристаллоносного слоя, а у *Dactylocladus* она полностью разрушается; однако оба рода более близки друг другу, чем роду *Axinandra*, отличающемуся от них по морфологии плода, более крупным семенам, наличию интегументального тапетума и экзотегмена в зрелом семени. Специфическими чертами всего семейства являются ранняя дезинтеграция нуцеллярной ткани и развитие танинонoсного эндотегмена.

Избирательное сходство по строению семенной кожуры родов семейств *Crypteroniaceae*, *Alzateaceae*, *Rhynchocalycaceae*, *Penaeaceae* и *Oliniaceae* в принципе не противоречит их объединению в монофилетическую группу, обособленную в пределах пор. *Myrtales*, что предлагают Johnson, Briggs (1984) и Tobe, Raven (1984d), если не считать важным диагностическим различием волокнистый тегмен у *Oliniaceae* и *Penaeaceae*.

Сопоставление *Crypteroniaceae* с *Melastomataceae* (родственные связи между которыми предполагают R. Dahlgren, R. Thorne (1984) и А. Л. Тахтаджян (1987)) по строению семенной кожуры не свидетельствует об их близости. Эмбриологически криптерониевые сближаются с *Melastomataceae* только по чертам, общим для всего пор. *Myrtales*; отличия меластомовых состоят в долго сохраняющейся нуцеллярной ткани (Tobe, Raven, 1987b), тенденции к многослойности тесты (у *Memecyloideae*), ярко выраженной экзотестальности, практически полном разрушении тегмена, наличии наряду с прямым изогнутого зародыша и преобладании в зародыше семядолей. В обеих группах могут встречаться единичные случаи формирования кристаллической эндотесты.

В пределах самого сем. *Melastomataceae* подсем. *Memecyloideae* отличается от *Melastomatoideae* наличием многослойной тесты со склеренхимными включениями, ярко выраженной экзотестальной палисадой и котилярным зародышем. Однако при этом в обоих подсемействах существуют параллельные линии развития структуры семени, проявляющиеся в редукции тесты и в формировании как прямого, так и изогнутого зародыша (Corner, 1976). Для семейства характерно образование корневого кармашка, для подсем. *Melastomatoideae* — формирование крышечки в зоне рафе. Сохранение обеих групп в ранге подсемейства по анализируемым признакам, возможно, оправдано.

По строению семенной кожуры и зародыша меластомовые, вероятно, можно соотнести с соответствующими группами в сем. *Myrtaceae*, в частности *Memecyloideae* — с представителями *Myrtoideae* s. str., имеющими многослойную тесту со склеренхимными элементами в мезотесте, не выраженный кристаллический слой, облитерированный тегмен; некоторые роды сходны по массивным семядолям зародыша (*Mouriria* и *Eugenia*).

Сем. *Combretaceae* довольно обособлено в группе семейств с фиброзным трахеидальным экзотегменом, имеет наименее дифференцированную семенную кожуру: экзотеста, как правило, не специализирована, эндотестальный кристаллический слой отсутствует, трахеидальный экзотегмен у целого ряда родов и видов, по всей вероятности, пахихалазальных, не выражен. Специфичны для семейства встречающиеся у некоторых его представителей трахеидальные клетки эндотесты и мезотесты. По последнему признаку комбретовые соотносятся с *Lauraceae* и *Monimiaceae* (Corner, 1976).

В пределах *Myrtales* по трахеидальному экзотегмену и склеренхиматизации мезотесты комбретовые сравнимы с литровыми; по этим же признакам, а также по тонкостенной экзотесте и прямому зародышу нередко с закрученными семядолями они сходны с *Punicaceae*. Сходство с *Melastomataceae* и *Myrtaceae* можно усмотреть только в случае утраты последними семействами в процессе эволюции трахеидального экзотегмена (Corner, 1976). По признакам строения зародыша среди комбретовых выделяется *Strephonema*; строение семязачатка и семенной кожуры в этом роде необходимо изучать.

Среди остальных семейств *Myrtales*, представляющих собой группу с фиброзным трахеидальным эндотегменом, наименее специализированное (за исключением палисадовидной саркотесты) и редуцированное семя принадлежит *Punica* (Dahlgren, Thorne, 1984). По многослойной склеренхимной тесте, неспециализированной эндотесте и зародышу с закрученными семядолями ближе всего к *Punicaceae* стоит сем. *Sonneratiaceae*, отличающееся от первого тонкостенной пигментированной экзотестой, короткоудлиненными трахеидальными элементами экзотегмена и выраженным мезотегменом, местами также трахеидальным (см. также: Corner, 1976).

Семена *Lythraceae* с наиболее дифференцированной семенной кожурой, имеющие тесту от много- до малослойной (у мелких семян), палисадовидную, слабо укрепленную экзотесту, более или менее склеренхиматизированную мезотесту, кристаллоносную эндотесту, а иногда и мезотесту, фиброзно-трахеидальный экзотегмен с разнообразно утолщенными клеточными стенками, имеют черты сходства с целой группой семейств. Наиболее близки литровые *Onagraceae* (Corner, 1976), хотя у последних теста всего лишь 2-слойная. У обоих названных семейств, так же как у *Duabangaceae* (с немногослойной тестой), выражен кристаллический слой. По другим признакам (прежде всего по более или менее склеренхиматизированной мезотесте) литровые близки *Punicaceae*, *Sonneratiaceae* (семя *Pemphis* особенно напоминает семя *Sonneratia*; впрочем, у *Sonneratiaceae* по сравнению с другими семействами этой группы в зародыше преобладает ось, а не семядоли) и *Trapaceae*. Во всех случаях более крупные семена имеют между собой наибольшее сходство, а более мелкие характеризуются особенностями, связанными с их редукцией (Corner, 1976).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вышенская Т. Д. Семейства *Psiloxylaceae, Heteropyxidaceae, Alzateaceae, Rhynchocalycaceae, Penaeaceae, Oliniaceae, Combretaceae, Crypteroniaceae, Melastomataceae, Lythraceae, Punicaceae, Duabangaceae, Sonneratiaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Rosidae*. СПб, 1996. Т. 5. С. 148—233.

Жизнь растений / Отв. ред. А. Л. Тахтаджян. М., 1981. Т. 5(2). 430 с.

Титова Г. Е. Семейство *Trapaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Rosidae*. СПб, 1996. Т. 5. С. 240—257.

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 352 с.

Сравнительная анатомия семяи. Двудольные. *Rosidae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна, М. Ф. Даниловой (ред. тома). Т. 5. СПб, 1996.

Сравнительная эмбриология цветковых растений: *Brunelliaceae—Tremandraceae*. М.—Л., 1985. 285 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Шабес Л. К., Морозова А. А. Семейство *Onagraceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Rosidae*. СПб, 1996. Т. 5. С. 234—240.

Baillon H. E. Histoire des plants. T. 6. Paris, 1877. 523 p.

Bentham G. Flora australiensis. Vol. 3. *Myrtaceae* to *Compositae*. London, 1866. 708 p.

Bremer K. Seeds and embryos in Sri Lanka (*Ceylonese*) species of Memecylon, with notes on *Spathandra* (*Melastomataceae*) // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 1. P. 62—65.

Briggs B. G., Johnson L. A. S. Evolution in the *Myrtaceae* — evidence from inflorescence structure // Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. 1979. Vol. 102. Pt 4. N 452. P. 157—256.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. London, 1976. Vol. 1. 311 p.; Vol. 2. 552 p.

Dahlgren R., Thorne R. F. The order *Myrtales*: circumscription, variation, and relationships // Ann. Miss. Bot. Gard. 1984. Vol. 71. N 3. P. 633—699.

Dawson J. W. Pacific capsular *Myrtaceae*. 12. *Tristania* (New Caledonia) // Blumea. 1977. Vol. 23. N 2. P. 337—340.

Dawson J. W. Pacific capsular *Myrtaceae*. 13. *Melaleuca* and *Callistemon* (New Caledonia) // Blumea. 1978a. Vol. 24. N 1. P. 119—122.

Dawson J. W. Pacific capsular *Myrtaceae*. 14. *Baeckea* (New Caledonia) // Blumea. 1978b. Vol. 24. N 2. P. 455—458.

De Candolle A. P. Organographie vegetale. T. 2. Paris, 1844. 304 p., 60 tab.

Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien / Под ред. von Melchior. Bd 2. Berlin, 1964. 666 S.

Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1 Aufl. T. 3. Abt. 7. Leipzig, 1893. 241 S.

Gaertner J. De Fructibus et seminibus plantarum. Stutgardiae, 1788. 384 p., 79 tab.

Hartley T. G., Craven L. A. A revision of the papuasian species of *Acmena* (*Myrtaceae*) // J. Arnold Arbor. 1977. Vol. 58. N 3. P. 325—342.

Hutchinson J. The families of flowering plants. 3 ed. Oxford, 1973. 968 p.

Hyland B. P. M. A revision of *Syzygyum* and allied genera (*Myrtaceae*) in Australia // Austral. J. Bot. 1983. Suppl. ser. N 9. P. 1—164.

Jacques-Felix H. Les *Memecyleae* (*Melastomataceae*) de Madagascar // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Sect. B. Adansonia. 1985. Ser. 4. T. 7. N 1. P. 3—58.

Johnson L. A. S., Briggs B. G. Myrtales and *Myrtaceae* — a phylogenetic analysis // Ann. Miss. Bot. Gard. 1984. Vol. 71. N 3. P. 700—756.

Johri B. M., Ambegaokar K. B., Srivastava P. S. Comparative embryology of Angiosperms. Vol. 1. Berlin—Heidelberg etc., 1992. 614 p.

Landrum L. R. A monograph of the genus *Myrceugenia* (*Myrtaceae*) // Flora Neotropica. N. Y., 1981. Monogr. 29. P. 1—137.

Landrum L. R. The development of the fruits and seeds of *Campomanesia* (*Myrtaceae*) // Brittonia. 1982. Vol. 34. N 2. P. 220—224.

Landrum L. R. Campomanesia, Pimenta, Blepharocalyx, Legrandia, Acca, Myrrhinium and *Luna* (*Myrtaceae*) // Flora Neotropica. N. Y., 1986. Monogr. 45. P. 1—178.

Landrum L. R. Accara: a new genus of *Myrtaceae, Myrtinae* from Brazil // Syst. Bot. 1990. Vol. 15. N 2. P. 221—225.

Landrum L. R., Sharp W. P. Seed coat characters of some american *Myrtinae* (*Myrtaceae*): *Psidium* and related genera // Syst. Bot. 1989. Vol. 14. N 3. P. 370—376.

Landrum L. R., Stevenson D. Variability of embryos in subtribe *Myrtinae* (*Myrtaceae*) // Syst. Bot. 1986. Vol. 11. N 1. P. 155—162.

Le Maout E., Decaisne J. Traite generale de botanique descriptive et analytique. Paris, 1868. 745 p.

Lubbock J. Contribution to our knowledge of seedlings. Vol. 1. London, 1892. 608 p.

Morley T. New species and other taxonomic matters in the New World *Memecyleae* (*Melastomataceae*) // Ann. Miss. Bot. Gard. 1989. Vol. 76. N 2. P. 430—433.

Morley T. Four new taxa and one rediscovered species of *Mouriri* (*Melastomataceae*) // Novon (Miss. Bot. Gard.). 1993. Vol. 3. N 2. P. 164—175.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handb. Pflanzenanat. Bd 10. Berlin, 1926. 364 S.

Raven P. H. The order *Myrtales*: a symposium // Ann. Miss. Bot. Gard. 1984. Vol. 71. N 3. P. 631—632.

Renner S. S. Sandemania haehnei (*Melastomataceae*: *Tibouchineae*): taxonomy, distribution, and biology // Brittonia. 1987. Vol. 39. N 4. P. 441—446.

Renner S. S. Systematic studies in the *Melastomataceae*: *Bellucia*, *Loreya* and *Macairea* // Mem. N. Y. Bot. Gard. 1989a. Vol. 50. P. 1—112.

Renner S. S. A survey of reproductive biology in Neotropical *Melastomataceae* and *Memecylaceae* // Ann. Miss. Bot. Gard. 1989b. Vol. 76. N 2. P. 496—518.

Sedgley M. Ovule and seed development in *Eucalyptus woodwardii*: Maiden (Symphyomyrtus) // Bot. Gaz. 1989. Vol. 150. N 3. P. 271—280.

Sedgley M., Hand F. C., Smith R. M., Griffin A. R. Pollen tube growth and early seed development in *Eucalypthus regnans* F. Muell. (*Myrtaceae*) in relation to ovule sctructure and preferential outcrossing // Austral. J. Bot. 1989. Vol. 37. N 5. P. 397—411.

Tobe H., Raven P. H. An embryological analysis of *Myrtales*: its definition and characteristics // Ann. Miss. Bot. Gard. 1983a. Vol. 70. N 1. P. 71—94.

Tobe H., Raven P. H. The embryology of *Axinandra zeylanica* (*Crypteroniaceae*) and the relationships of the genus // Bot. Gaz. 1983b. Vol. 144. N 3. P. 426—432.

Tobe H., Raven P. H. The embryology and relationships of *Rhynchocalyx* Oliv. (*Rhynchocalycaceae*) // Ann. Miss. Bot. Gard. 1984a. Vol. 71. N 3-4. P. 836—843.

Tobe H., Raven P. H. The embryology and relationships of *Alzatea* Ruiz. a. Pav. (*Alzateaceae*, *Myrtales*) // Там же. 1984b. P. 844—852.

Tobe H., Raven P. H. The embryology and relationships of *Oliniaceae* (*Myrtales*) // Plant Syst. Evol. 1984c. Vol. 146. N 1-2. P. 105—116.

Tobe H., Raven P. H. The embryology and relationships of *Penaeaceae* (*Myrtales*) // Plant Syst. Evol. 1984d. Vol. 146. N 3-4. P. 181—195.

Tobe H., Raven P. H. The embryology and relationships of *Crypteronia* (*Crypteroniaceae*) // Bot. Gaz. 1987a. Vol. 148. N 1. P. 96—102.

Tobe H., Raven P. H. The embryology and relationships of *Dactylocladus* (*Crypteroniaceae*) and a discussion of the family // Там же. 1987b. P. 103—111.

Tobe H., Raven P. H. Embryology and systematic position of *Heteropyxis* (*Myrtales*) // Amer. J. Bot. 1987c. Vol. 74. N 2. P. 197—208.

Tobe H., Raven P. H. Comparative reproductive morphology of «*Orias*» and *Lagerstroemia* (*Lythraceae*) // Flora. 1990. Bd 184. H. 3. S. 177—185.

Wilson P. G., Waterhouse J. T. The review of the genus *Tristania* R. Br. (*Myrtaceae*): a heterogenous assemblage of five genera // Austral. J. Bot. 1982. Vol. 30. N 4. P. 413—416.

Wyk A. E. van, Botha R. The genus *Eugenia* (*Myrtaceae*) in Southern Africa, ontogeny and taxonomic value of the seed // South Afr. J. Bot. 1984. Vol. 3. N 1. P. 63—80.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 I 1996

SUMMARY

Seed structure in 16 families of the order *Myrtales* recognized according to A. L. Takhtajan's system (1987) is analysed. The analysis is based upon the comprehensive data from the book «Comparative seed anatomy. Dicotyledons. Rosidae» Vol. 5 (Вышенская, 1996; Титова, 1996; Шабес, Морозова, 1996). The characters reviewed are as follows: external seed morphology in its connection with the friut features, the occurrence, structure and development of the sterile seedlike units, ovule type, anatomical structure of the ovule and seed coat, embryo morphology, types of stored substances, and germination pattern. Diagnostic meaning of the analysed characters are

evaluated. The evolutionary trends of individual characters and their complexes within *Myrtales* are discussed. The most significant diversity concerns seed size, seed coat structure and morphological type of the embryo. Variation in seed structure within the large families, especially *Myrtaceae*, is higher than that among different families of the order. In conclusion, the taxonomic relationships within the order based on seed structure are analysed. Although a lot of investigations in myrtalean seed have been recently made, there are still many gaps in our knowledge of seeds in some critical genera and their aggregations.

УДК 582.26 : 576.1

© Н. И. Стрельникова, Т. В. Ластивка

ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

N. I. STRELNIKOVA, T. V. LASŢIVKA. ON THE PROBLEM OF THE FRESHWATER DIATOM ORIGIN

Обсуждается проблема происхождения морских и пресноводных диатомовых водорослей как двух основных экологических групп. Высказывается предположение о первичности мезогалобов, от которых могли развиться две линии — морские флоры и флоры континентальных водоемов. Возможно, обе группы появились одновременно. Отсутствие пресноводных диатомей в осадках древних континентальных водоемов объясняется неблагоприятными условиями захоронения и малой долей пресных вод в гидросфере.

Диатомовые водоросли — очень своеобразные одноклеточные организмы. Они имеют единый тип организации — коккоидный, хотя клетки очень разнообразны по геометрической форме. Диатомовые водоросли широко распространены в водных и вневодных биотопах, населяют водоемы различной солености — морские и континентальные.

Сведения об этих водорослях довольно обширные, но в литературе мало внимания уделяется вопросам происхождения этой группы водорослей и заселения ими различных экологических ниш. Этой статьей мы хотим привлечь внимание альгологов к проблеме происхождения флор диатомовых водорослей морских и континентальных водоемов.

В качестве основного вещества для построения панциря диатомовые используют кремний, являющийся вторым по распространенности после кислорода элементом земной коры. Кремний в клетках диатомовых водорослей не только является строительным материалом, но и играет большую роль в обменных процессах. При отсутствии SiO_2 в среде диатомовые водоросли прекращают делиться, происходит ингибирование всех обменных процессов — от фотосинтеза до биосинтеза белков (Round et al., 1990). Основным источником SiO_2 для них является истинно растворенная в воде кремниевая кислота, хотя известно, что диатомовые способны разлагать алюмосиликаты (Виноградов, Бойченко, 1942).

Морские воды по сравнению с континентальными (за исключением минерализованных континентальных) являются более концентрированным раствором, однако в процентном отношении они беднее кремнием; как правило, содержание силикатов в них ниже физиологического оптимума, необходимого диатомовым водорослям (Диатомовые..., 1974). В континентальных водах концентрация кремния на 2 порядка выше (см. таблицу). В пресных водах, где содержание ионов невелико, силикаты все же являются доступным биогеном.

Построение наружных покровов клетки из минеральных солей, поступающих извне, энергетически более выгодно, чем из органических веществ, так как в последнем случае «омертвляется», выводится из сферы обменных процессов часть продуктов фотосинтеза. Избыточные силикаты так или иначе удаляются из клетки.

Химический состав морских и пресных вод (в ‰ от всей массы солей) (по: Березина, 1953)

Состав	Воды	
	морские (соленость 5—45 ‰)	пресные (соленость 0.01—0.5 ‰)
Соотношение ионов	$Cl' > SO_4'' > HCO_3'$ $Na^{\cdot} > Mg^{\cdot\cdot} > Ca^{\cdot\cdot}$	$HCO_3' > SO_4'' > Cl'$ $Ca^{\cdot\cdot} > Mg^{\cdot\cdot} > Na^{\cdot}$
Хлориды	88.7	5
Сульфаты	10.8	10
Карбонаты	0.3	60
Соединения N, P, Si, оргаические вещества	0.2	25

Превращение солей кремния в прочный панцирь или скелет — одна из древнейших идиоадаптаций, выработанных многими организмами (силикофлагеллатами, радиоляриями, раковинными амебами, губками и др.). Высшие растения тоже имеют кремниевые образования — фитолитарии. На древиость такой адаптации указывают и палеонтологические данные: организмы, имеющие кремниевый скелет (радиолярии, например), существовали уже в палеозое. Можно предположить, что и диатомовые весьма древние организмы.

Однако, несмотря на кремниевый паицирь, диатомовые водоросли плохо сохраняются в ископаемом состоянии, поэтому в геологической летописи отсутствуют промежуточные звенья, указывающие на филогенетические связи диатомовых с другими группами организмов. Самые древние диатомовые водоросли описаны из морских отложений нижнего мела (апт, альб — 119—97.5 млн лет). Разнообразие и сложная морфология створок свидетельствуют о том, что уже к тому времени диатомовые были хорошо сформированными высокоспециализированными водорослями. Первые пресноводные диатомовые водоросли найдены в отложениях позднего эоцена (48—38 мли лет), т. е. приблизительно на 60 млн лет позднее.

K. Lohman и G. Andrews (1968), впервые описавшие позднеэоценовые диатомовые водоросли из отложений формации Wagon Bed в округе Fremont штата Вайоминг, приводят 34 вида. Как пишут авторы, новыми являются 27 видов, а 7 видов широко распространены и известны из других местообитаний: *Melosira canalifera* Brun et Heribaud var. *anastomosans* Heribaud и *Fragilaria nitida* Heribaud описаны из пресноводных диатомитов верхнего миоцена Франции; 5 ныне живущих форм — *Melosira italica* (Ehr.) Ktz., *Fragilaria virescens* Ralfs, *Navicula perpusilla* (Ktz.) Grun., *Pinnularia brebissonii* (Ktz.) Rabenh., *Nitzschia commutata* Grun. — широко распространены в пресноводных озерах и лужах с pH от 5.0 до 9.5. Во флоре преобладают пениатные диатомовые водоросли.

Флора лагунного типа описана из палеогеиовых (поздиеэоцен—олигоценовых) отложений Камчатки (свита мыса Астроиомический) на мысе Астрономический в северо-восточной части Охотского моря (Лупикина, Долматова, 1984а, б, 1985). Авторы приводят 82 вида из 34 родов, среди которых 9 родов и 12 видов морские, а 21 род и 68 видов пресноводные и солоноватоводные. Преобладают пеннатные диатомовые водоросли.

В более молодых (олигоценовых, и особенно неогеновых) континентальных отложениях диатомовые водоросли встречаются достаточно часто.

В литературе существуют две точки зреиия иа проблему происхождения пресноводных диатомовых водорослей. В отечественной литературе А. П. Скабичевский (1981) развивает представление о вселении морских форм в континентальные, по преимуществу пресноводные водоемы, что, по его мнению, могло сопровождаться

интенсивным видообразованием. Скабичевский подчеркивает, что внедрение солоноводных организмов происходило с преодолением экологического барьера соленые/пресные воды и далеко не все группы диатомей через этот барьер перешли. У части вселенцев в пресных водах формируются новые виды, часть дает начало новым родам и даже семействам. В разных систематических группах, но преимущественно среди пеннатных неоднократно происходило пересечение экологического рубежа море—континент. На примере центрических диатомей это явление, имевшее место в течение неогена, описала Г. К. Хурсевич (1992). Однако филогенетические связи между морскими и пресноводными видами, по данным этого автора, прослежены лишь для отдельных родов. Бóльшая часть родов, входящих в состав пресноводных флор неогена, не имеет прямых морских предков. Многие современные типично морские роды (*Thalassiosira* Cl., *Chaetoceros* Ehr., *Rhizosolenia* Brightw.) представлены в пресных водах единичными видами. Таким образом, оба цитированных выше автора рассматривают историю диатомовых водорослей как цепь идиоадаптаций.

F. Round и P. Sims (1980) придерживаются иного мнения. Они полагают, что диатомовые — это монофилетическая группа, которая возникла в одном типе среды, в болотистых мелководных условиях с нестабильной соленостью. Из нее вышли две группы водорослей, занявших морские и пресноводные местообитания; очень небольшая группа приспособилась к условиям солоноватых вод. По мнению F. Round и R. Crawford (1981, 1984), диатомовые прошли период быстрой эволюции (гипотеза «большого взрыва») на очень ранней пластичной стадии (пре-диатомеи и ур-диатомеи), после чего дальнейшее их развитие шло по пути небольших морфологических изменений, приведших к увеличеиию числа современных видов.

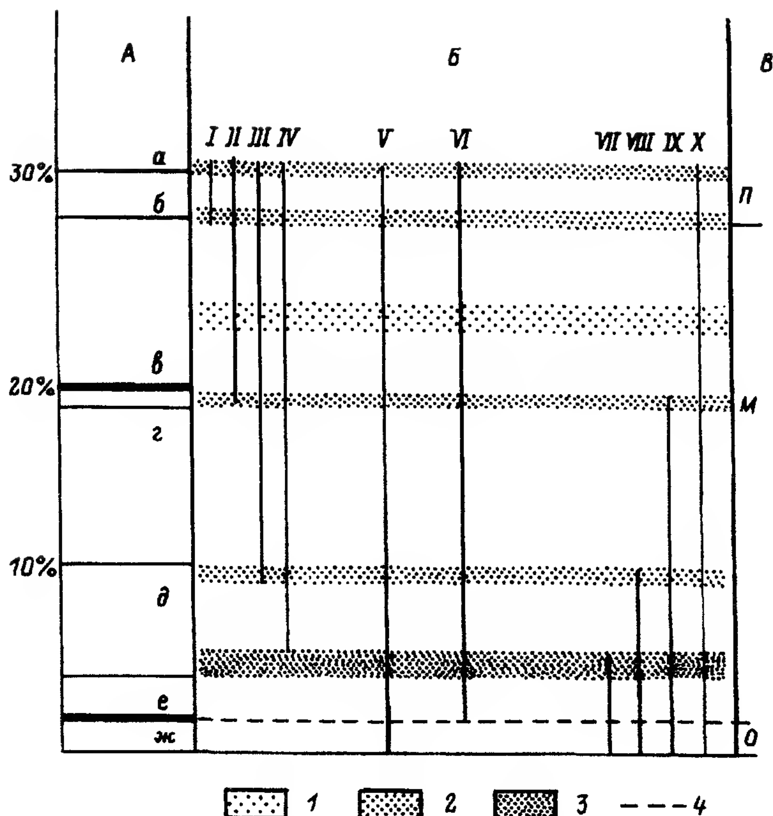
Надо сказать, что формирование морфологических структур панциря происходило крайне медленно. За 50 млн лет сформировалась одна принципиально новая структура — выросты с опорами (Стрельникова, 1992).

Скабичевский, Хурсевич, Round, Sims анализировали видовой и родовой состав морских и пресноводных диатомовых водорослей (т. е. исходили из морфологических признаков, на которых строится систематика диатомовых водорослей). Специфических морфологических особенностей в строении панциря у морских и пресноводных диатомовых водорослей нет, а также нет различий и в цитологическом строении клеток.

Прежде чем рассуждать о происхождении пресноводных диатомей, остановимся на особенностях морских и континентальных вод как среды обитания. Морская вода в современную эпоху — сложный раствор, в котором преобладают анионы хлора и катионы натрия, в то время как в пресных водах соотношение обратное (см. таблицу). Общая концентрация солей (солеиость) в море колеблется от 3—5 до 42—45 ‰. В этом интервале солености наблюдается так называемое равиовесие Кнудсена и соотношение солей остается постояниым. В морских водах в данном интервале солености физиологическое действие ионов уравновешено и не наблюдается антагоиизма ионов. Следовательно, морская вода — естественный физиологический раствор, в котором действует единственный фактор — осмотический.

В коитинентальных водоемах концентрация солей колеблется от 0.01 (агалинные воды) до 347 ‰ (гипергалиниые воды). Основное различие между морскими и континентальными водами заключается в большой изменчивости состава ионов и соотношения солей в континентальных водоемах. Существуют карбонатные, хлоридные, сульфатные воды со множеством переходиых групп (Алекин, 1953). Таким образом, в контииентальных водах гидробионты находятся под воздействием сразу трех факторов: осмотического, определяемого общей концентрацией солей; рапического, определяемого соотношением иоиов и их токсическим действием (Pora, 1969); pH, определяемого состоянием карбонатного буфера и раствореиием атмосферного CO_2. Следовательно, в континентальных водах водорослям существовать сложнее, требуется больше адаптационных возможностей, чтобы приспособиться и к осмотическому, и к рапическому факторам.

Для диатомовых водорослей существует несколько систем галобности. Наиболь-



Система галобов и хорогалинные зоны.

А — галобиотопы (по: Ekman, 1953): *а—в* — морские, *г—е* — солоноватые, *ж* — пресные (*а*, *г* — полигалинные, *б*, *д* — мезогалинные, *в*, *е* — олигогалинные). *Б* — толерантность (по: Simonsen, 1962): *I—IV* — эвригалинные полигалобы (*I* — олигоэвригалинные, *II* — мейоэвригалинные, *III* — мезоэвригалинные, *IV* — плейоэвригалинные); *V—VI* — мезогалобы (*V* — холоэвригалинные, *VI* — эвригалинные); *VII—X* — олигогалобы (*VII* — мейоэвригалинные, *VIII* — мезоэвригалинные, *IX* — плейоэвригалинные, *X* — холоэвригалинные). *В* — галобность (по: Kolbe, 1927; Hustedt, 1939): *П* — полигалобы, *М* — мезогалобы, *О* — олигогалобы. *1—4* — границы значений солености и распространения диатомовых с различными пределами галотолерантности: *1*, *3* — хорогалинные зоны (*1* — α, *3* — β), *2* — пределы галотолерантности, *4* — граница пресных вод. По оси ординат — соленость воды, ‰.

шее распространение получила система галобов R. Kolbe (1927), которую дополнила А. И. Прошкина-Лавренко (1953). F. Hustedt (1939, 1953) усовершенствовал систему Kolbe. R. Simonsen (1962) предпринял попытку пересмотра системы Kolbe и предложил новую, получившую название шкалы Hustedt—Simonsen. По отношению к содержанию NaCl диатомовые разделены на олиго-, мезо- и полигалобы. Каждый вид обладает определенной экологической пластичностью, позволяющей выживать в биотопах, где условия далеки от оптимума. Уточняя систему Kolbe и Hustedt, Simonsen дополнил ее шкалой галотолерантности, с помощью которой можно объяснить присутствие в опресненных морских водах как олиго-, мезо-, так и полигалобных видов. Система Simonsen позволяет увидеть не только два потока видов, наполняющих солоноватые воды (см. рисунок), но и границы значений солености, в которых способны существовать группы видов с различными пределами галотолерантности. Дальнейшее развитие система R. Simonsen получила в работе A. Erlich (1978), изучавшей видовой состав диатомовых водорослей в гипергалинных лагунах Синайского п-ова.

В. В. Хлебович (1974) установил пороговые значения солености («критическую соленость»), через которые не переходят морские и континентальные фауны. Он

показал, что в определенном градиенте солености ряд биологических характеристик, экологические, физиологические и гидрохимические показатели изменяются не линейно, а с заметным переломом при солености 5—8 и 22—26 ‰. Интервал солености примерно отвечает границе между олигогалинными и мезогалинными водами. За пределами солености 5—8 ‰ изменяются как гидрохимические показатели среды обитания, так и физиологические и биохимические характеристики организмов. Барьерная роль солености 5—8 ‰ вызвала введение еще одного экологического понятия — хорогалинная зона. Значение солености 5—8 ‰ Хлебович (1989) назвал α-хорогалинной зоной; она постоянна для всех групп организмов и является одной из биологических констант. Выделяется еще одна зона — β-хорогалинная, соответствующая 22—26 ‰; она преграждает путь в солоноватые воды организмам, приспособленным к существованию в океане. Н. В. Аладин (1989), развивая идеи В. В. Хлебовича, показал, что в континентальных минерализованных водах соприкосновение фауны и флоры пресных вод с фауной и флорой минерализованных вод приходится на более высокие значения солености. Было установлено, что критический характер биологического действия каспийской воды приходится на диапазон солености от 7 до 11 ‰, а аральской — на диапазон солености от 8 до 13 ‰ (Аладин, 1989).

Если сопоставить границы устойчивости плейэвригалинных полигалобов и мейэвригалинных олигогалобов Simonsen, то они совпадут с α-хорогалинной зоной, а пределы устойчивости олигоэвригалинных полигалобов и мейоэвригалинных полигалобов совпадут с β-хорогалинной зоной. В системе Simonsen интервал 9—11 ‰ также фигурирует как предел распространения мезоэвригалинных полигалобов. Таким образом, пределы галотолерантности, выявленные Simonsen для различных групп диатомовых водорослей, подтверждаются и для других организмов и, следовательно, обоснованы экологически.

К сходному выводу приводит анализ экспериментальных данных Н. И. Караевой и С. К. Джафаровой (1993). Исследование устойчивости диатомей, полученных из морей с различной соленостью, показали, что типично морские диатомеи «помнят» соленость, при которой они развивались в природе, и реагируют на нее как на оптимальную. Экспериментами С. К. Джафаровой (1985, 1991) подтверждено, что для диатомовых водорослей соленость 5—8 ‰ является критической. У многих видов диатомовых существуют локальные популяции, адаптированные к различным значениям солености. Пределы устойчивости в ряде случаев удавалось расширить на 1—2 ‰ путем ступенчатой адаптации, но «приучить» популяции морского вида к существованию в пресных водах оказалось невозможным, так как наблюдались ингибирование фотосинтеза и подавление деления клеток при снижении концентрации NaCl.

Цитированные выше авторы изучали действие осмотического фактора. При увеличении континентального стока во внутренних морях, а также при нарушении связей с океаном происходит изменение химического состава вод и начинает действовать рапический фактор. Действие рапического фактора на диатомовые водоросли исследовано чрезвычайно слабо. Установлено, что водоросли из полносоленых морей не приспосабливаются к питательной среде, приготовленной из черноморской воды, даже если соленость повысить до оптимальных значений (Ланская, 1971). Джафарова (1992) показала, что черноморские клоны *Ditylum brightwellii* (West.) Gran погибали в «каспийской среде», но хорошо росли на «беломорской», так как черноморская вода ближе к беломорской по химическому составу.

К сожалению, мы очень мало знаем о происходящих в клетках диатомей процессах, регулирующих осмотическое давление и приспособления к рапическому фактору. У водорослей имеются два специализированных механизма («ионный» и «метаболический»), которые приводят внутреннее осмотическое давление в соответствие с осмотическим давлением окружающей среды (Гапочка, 1981).

Метаболический механизм регуляции внутриклеточного давления характеризуется тем, что вследствие повышения осмотического давления окружающей среды

направленность процессов обмена у водорослей изменяется. Вместо обычных метаболитов они начинают синтезировать метаболически инертные, но обладающие ярко выраженным осмотическим действием соединения, такие как глицерин, сахароза, изофлоридозид и др. У диатомовых *Cyclotella meneghiniana* Ktz. и *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin аккумулируется пролин в ответ на осмотический стресс.

Ионный механизм осморегуляции заключается в том, что через оболочку (мембрану) осуществляются процессы активного переноса веществ. Примером такого переноса является так называемый «натриево-калиевый насос» — мембранный механизм, поддерживающий определенное соотношение ионов Na^+ и K^+ в клетке путем их активного транспорта против электростатического и концентрационного градиента (Гапочка, 1981).

В отличие от многоклеточных организмов у одноклеточных весь организм — клетка. Регуляторные функции осуществляются на поверхности раздела между внешней и внутренней средой. Таким образом, мембранная функция, поддерживающая внутриклеточную концентрацию ионов на низком уровне, обеспечивает и сохранность метаболических механизмов от действия ионов, присутствующих в среде в бóльших или меньших количествах.

. Для нейтрализации ранического фактора требуется существование биохимических механизмов, которые вырабатываются крайне медленно, редко дублируются и, будучи утраченными, редко восстанавливаются. Эта регуляция оказывается эволюционно древнее осмотической регуляции (Хлебович, 1974).

Анализ литературных данных наводит на мысль о том, что Simonsen (1962) был прав, и в настоящее время существуют две изолированные группы диатомовых водорослей: группа морского происхождения, включающая в себя все полигалобы, и группа континентального происхождения, в которую входят олиго- и мезогалобные виды, устойчивые к раническому фактору. Вероятно, мезогалобы — не сборная, а однородная и наиболее древняя группа, эвригалинность (Erlich, 1978) которой свидетельствует о ее происхождении в водах с нестабильным ионным составом.

Обобщая результаты экспериментальных исследований галобности диатомовых водорослей, можно прийти к выводу, что адаптация морских видов к осмотическому фактору возможна, а адаптация к раническому — более сложна или даже проблематична. Экспериментальные данные получены для ограниченного количества видов, но хорошо согласуются с наблюдениями за природными популяциями диатомовых водорослей. Данные о фитопланктоне Нижней Амазонки свидетельствуют о том, что полигалобные диатомовые водоросли не вселяются в пресные воды (Gessner, Simonsen, 1967). Все клетки планктонных морских диатомей оказались мертвыми. Simonsen вообще ставит под сомнение факты проникновения полигалобов в континентальные воды.

Как уже говорилось выше, согласно палеонтологическим данным, континентальная флора диатомовых водорослей моложе морской, а экологические данные свидетельствуют о том, что морская флора моложе. Вопрос о первичности морских или пресноводных организмов давно дискутируется в литературе. О происхождении населения пресных вод существует несколько точек зрения. Большинство исследователей считает, что жизнь возникла в океане. Иная точка зрения отражает взгляды исследователей, предполагающих, что жизнь зародилась во влажном, теплом поверхностном слое литосферы или в мелких, хорошо прогреваемых водоемах. В. И. Жадин (цит. по: Березина, 1953) полагал, что формирование населения пресных и соленых вод шло самостоятельными путями.

Чтобы «примирить» два этих подхода к проблеме происхождения диатомовых водорослей, можно выдвинуть следующие предположения.

Поскольку наиболее пластичными являются эвригалинные мезогалобы — обитатели минерализованных вод континентов, именно в этой группе в дальнейшем формируются три потока видов. Первый поток попадает в пресные воды, где сохраняет устойчивость к раническому фактору и утрачивает механизмы, регулирующие осмотическое давление. Второй поток попадает из пресных вод в олиготрофные

кислые воды, где теряет устойчивость к рапическому фактору и карбоангидразный комплекс. Третий поток, содержащий холоэвригалинные мезогалинные виды (способные существовать во всех типах вод, кроме кислых), проникает в Мировой океан, где за ненадобностью редуцируются его механизмы, нейтрализующие рапический фактор. Миграция происходит с помощью рек, океанических течений, ветра (Kolbe, 1957), птиц (Johanson, 1976).

В настоящее время мы наблюдаем как миграцию видов из континентальных вод в морские — появление пресноводных комплексов в океанических осадках, так и ее последствия — захват эвригалинными континентальными видами морских биотопов (Ластивка, 1993). Резонен вопрос: как проследить подобный переход в отдаленном прошлом, если палеонтологические данные скудны? Приводимые нами рассуждения не бесспорны, но разумны.

Чем древнее род, тем меньше вероятность найти среди его представителей континентальные виды. *Coscinodiscus* Ehr., *Pyxidicula* Ehr., *Actinoptychus* Ehr. и др., зародившиеся еще в мезозое, имеют ныне лишь морских представителей. Известный из отложений палеогенового возраста *Actinocyclus* Ehr. содержит несколько ископаемых континентальных видов. Ныне *Actinocyclus* не имеет пресноводных представителей. *Thalassiosira* Cl., *Sceletonema* Grev., *Chaetoceros* Ehr. характерны для современных морей, но 1—2 вида типичны и для минерализованных континентальных вод. Самые молодые известные с олигоцена роды *Cyclotella* Ktz., *Stephanodiscus* Ehr., *Aulacosira* Thw. населяют преимущественно континентальные водоемы, и лишь отдельные виды встречаются в морях (*Cyclotella caspia* Grun., *Aulacosira granulata* (Ehr.) Simons.). Примечательно, что пресноводные *Actinocyclus* Ehr. были современниками ранних *Aulacosira* Thw., в дальнейшем многие виды *Actinocyclus* постепенно вымерли на фоне расцвета *Aulacosira* (Хурсевич, 1992).

Скабичевский (1981) интерпретирует эти факты как постепенное вселение морских видов в пресноводные биотопы. При этом приходится допускать, что каждая последующая группа мигрантов заново вырабатывала одни и те же механизмы устойчивости к рапическому фактору, нарушала наблюдаемые ныне закономерности.

Но на основе перечисленных факторов можно выдвинуть гипотезу, не противоречащую экологическим особенностям диатомовых водорослей. Вероятно, в минерализованных континентальных бассейнах искони существовала диатомовая флора. Поскольку условия среды в подобных биотопах не постоянны, эволюция в них идет быстро, формируются новые группы. Наиболее прогрессивные из них вытесняют древние. Поэтому в континентальных водах отсутствуют представители всех крупных таксонов, известных с мезозоя, и многих таксонов, возникших в палеогене. Но древние группы диатомовых водорослей сохранились в более консервативной среде Мирового океана, которую они хорошо освоили. При благоприятных условиях среды многие роды существуют в ней очень долго (*Paralia* Heib., *Coscinodiscus* Ehr.), отдельные виды дожили до наших дней с мела, не претерпев изменений (*Paralia sulcata* (Ehr.) Cl., *Pyxidicula* (=*Stephanopyxis*) *turris* (Grev. et Arnott) Streln. et Nikolaev). Более молодые таксоны постепенно расселяются в море, претерпевают обширную адаптивную радиацию. Когда эти группы «уступают» континентальные воды последующей генерации, создается впечатление, что море и есть их родина, потому что 99 % их представителей — полигалобы. Наличие единичных видов *Thalassiosira* Cl., *Chaetoceros* Ehr. может стать косвенным свидетельством былого расцвета этих родов в минерализованных континентальных бассейнах. Примечательно, что данные реликты по экологии — всегда мезогалобы. Наиболее молодые таксоны представлены во всех типах вод — от пресных до морских, и, согласно данным экологии, это является лишь подтверждением «юного» возраста данных родов.

Эволюция живых организмов не отделима от эволюции среды обитания. В. И. Вернадский (1965) считал морскую воду одной из биосферных констант («планетной константой»). Существует и другая точка зрения на то, что океан изменялся на протяжении геологической истории. По данным Е. В. Посохова (1985),

химический состав морских вод эволюционировал в сторону увеличения pH и солености, при этом изменялось и соотношение ионов. Например, моря палеозоя были хлор-кальциевыми, и лишь к концу мезозоя сформировался хлор-магниевый тип морских вод. Д. В. Наливкин (1973) считает, что в докембрии и раннем палеозое существовали только морские водоемы, в среднем палеозое появляются и солоноватоводные, в позднем палеозое—раннем триасе формируются пресноводные бассейны. Таким образом, окончательное разделение морских и континентальных вод произошло в среднем палеозое. Мы не знаем, действовал ли в древних морях рапический фактор. Не исключено, что в палеозое, когда ионный состав вод был иным, миграция морских видов в эпиконтинентальные бассейны могла происходить без препятствий. Но с конца мезозоя, когда установились Кнудсеново равновесие и связанные с ним хорогалинные зоны, и тем более в кайнозое, когда химический состав морской воды уже был близок к современному, подобные переселения стали невозможными.

Наиболее вероятно, что предковые формы диатомей зародились в солоноватых водоемах, возможно, связанных с гидротермами, воды которых имели высокие концентрации кремнезема. В условиях такого биотопа могла сформироваться первичная экологическая группа диатомовых — мезогалобы, от которой произошли формы континентальных водоемов с высокой или низкой минерализацией. От мезогалобов произошла и группа, которая ушла в морскую воду, где утратила механизм нейтрализации рапического фактора. Возможно, диатомовые водоросли существовали в континентальных водоемах с конца палеозоя. Отсутствие диатомей в отложениях континентальных водоемов палеозоя и мезозоя связано с малой долей пресных вод в гидросфере — 0.002 % (Дривер, 1985). Более того, условия захоронения в них хуже, чем в морских, так как многие бассейны были щелочными. Известно (Flower, 1993), что в минерализованных континентальных водах панцири диатомовых водорослей бесследно растворяются за считанные дни (до 13 сут). Вот почему мы не знаем пресноводных или солоноватоводных диатомей мела и раннего палеогена — «ровесников» морских диатомей.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 93-04-7036).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аладин Н. В. Критический характер биологического действия каспийской воды соленостью 7—11 ‰ и аральской воды 8—13 ‰ // Тр. ЗИН АН СССР. 1989. Т. 196. С. 5—11.

Алекин О. А. Основы гидрохимии. Л., 1953. 296 с.

Березина Н. А. Гидробиология. М., 1953. 359 с.

Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., 1965. 374 с.

Виноградов П. А., Бойченко Е. А. Разрушение каолина диатомовыми водорослями // ДАН СССР. 1942. Т. 34. Вып. 4. С. 158—163.

Гапочка Л. Д. Об адаптации водорослей. М., 1981. 80 с.

Джафарова С. К. Диатомовые водоросли в условиях различной солености иа примере культур морских видов: Автореф. дис. ... канд. биол. иаук. Баку, 1985. 22 с.

Джафарова С. К. Рост клоновых культур полигалобных диатомей при измеиеиии общей солености среды // Альгология. 1991. Т. 1. № 4. С. 46—51.

Джафарова С. К. Рост клоновых культур полигалобных диатомей при изменении ионного состава среды // Альгология. 1992. Т. 2. № 2. С. 20—24.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т. 1. Л., 1974. 402 с.

Дривер Д. Геохимия природных вод. М., 1985. 440 с.

Караева Н. И., Джафарова С. К. Экспериментальиые исследования полигалобных *Bacillariophyta* в связи с соленостью // Альгология. 1993. Т. 3. № 2. С. 97—105.

Ланская Л. А. Культивирование водорослей // Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев, 1971. С. 5—21.

Ластивка Т. В. Диатомовые водоросли поверхностиых осадков мелководных морских гидротерм западной части Тихого океана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 1993. 14 с.

Лупикина Е. Г., Долматова Л. М. О новых палеогеновых видах семейства *Eunotiaceae* (*Bacillariophyta*) с Камчатки // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 10. С. 1406—1408.
Лупикина Е. Г., Долматова Л. М. Новый род *Gleseria* (*Bacillariophyta*) из палеогена Камчатки // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 11. С. 1530—1532.
Лупикина Е. Г., Долматова Л. М. О палеогеновой флоре диатомей Камчатки // Палеонтол. журн. 1985. № 1. С. 120—128.
Наливкин Д. В. Этапы развития и тафономия планктона // Планктон и органический мир в истории земли. Тез. докл. XIX Сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1973. С. 41—43.
Посохов Е. В. Ионный состав природных вод. Генезис и эволюция. Л., 1985. 254 с.
Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли — показатели солености воды // Диатомовый сборник. Л., 1953. С. 186—205.
Скабичевский А. П. Вселение диатомовых водорослей в пресные воды // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 1. С. 115—125.
Стрельникова Н. И. Палеогеновые диатомовые водоросли. СПб, 1992. 312 с.
Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., 1974. 236 с.
Хлебович В. В. Критическая соленость и хорогалиникум: современный анализ понятий // Тр. ЗИН АН СССР. 1989. Т. 196. С. 5—11.
Хурсевич Г. К. Диатомовые водоросли класса *Centrophyceae* пресноводных кайнозойских водоемов Северного полушария (морфология, систематика, эволюция, филогения и распространение): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1992. 47 с.
Ekman S. Zoogeography of the sea. London, 1953. 415 c.
Erlich A. The diatoms of the hypersaline solar lake, NE Sinai // Israel J. Bot. 1978. Vol. 27. N 1. P. 1—13.
Flower R. J. Diatom preservation: experiments and observations on dissolution and breakege of the modern and fossil material // Proc. 12 Int. Diatom Symp. Dordrecht, 1993. P. 473—484.
Gessner F., Simonsen R. Marine diatoms in the Amazon? // Limnol. Oceanogr. 1967. Vol. 12. N 4. P. 709—711.
Hustedt F. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeen Flora von Java, Bali und Sumatra // Arch. Hydrobiol. 1939. Suppl. 16. H. 1. S. 274—394.
Hustedt F. Die Systematik der Diatomeen in ihren Beziehung zur Geologie und Ökologie nebst einer Revision des Halobien-System // Svensk. Bot. Tidskr. 1953. Bd 14. H. 4. S. 508—519.
Johanson C. Freshwater algal vegetation in the Azores // Biol. Soc. Broter. 1976. T. 50. P. 117—135.
Kolbe R. W. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser Diatomeen // Pflancenforschung. 1927. H. 7. S. 1—146.
Kolbe R. W. Freshwater diatoms from Atlantic Deep-Sea sediments // Science. 1957. Vol. 126. N 3282. P. 1053—1056.
Lohman K., Andrews G. Late Eocene nonmarine diatoms from the Beaver Divide area Fremont country Wyoming // Geol. Surv. Prof. Paper. 593-E. 1968. 31 p.
Pora E. L. L'impotance du facteur rhapique (equilibre ionique) pour la vioe aquatique // Vehr. Int. ver. theor. und angew Limnol. 1969. Vol. 17. N 2. P. 970—986.
Round F., Sims P. The distribution of diatom genera in marine and freshwater environment and some evolutionary considerations // Proc. 6 Diatom Symp. 1980. P. 301—320.
Round F., Crawford R. The lines of evolution of the *Bacillariophyta*. I. Origin // Proc. Roy. Soc. London. Biol. Sci. 1981. Vol. 211. N 1183. P. 237—260.
Round F., Crawford R. The lines of evolution of the *Bacillariophyta*. II. The centric series // Proc. Roy. Soc. London. Biol. Sci. 1984. Vol. 221. P. 169—188.
Round F., Crawford R., Mann D. The Diatoms. Cambridge, 1990. 747 p.
Simonsen R. Untersuchungen zur Systematic und Ökologie der Bodendiatomeen der westlichen Ostsee // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 1962. Bd 1. S. 1—144.

Санкт-Петербургский государственный университет
Азовский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства

Получено 12 I 1994

SUMMARY

The problem of the origin of freshwater and marine diatoms, the time of their appearance and phylogenetic relations are discussed. The halotolerance of diatoms are connected with osmotic and rapic factors. Mesohalobic diatoms have probably evolved as the ancestor ecological group, the possible predecessor of continental diatoms.

УДК 581.47/48 : 582.972

© Т. А. Федотова

МОРФОЛОГИЯ ПЛОДА И СЕМЕНИ ВИДОВ *CARLEMANNIA* (*CARLEMANNIACEAE*)

T. A. FEDOTOVA. MORPHOLOGY OF THE FRUIT AND SEED OF *CARLEMANNIA* SPECIES (*CARLEMANNIACEAE*)

С помощью световой и электронной сканирующей микроскопии изучена структура зрелых семян *Carlemannia congesta* и *C. griffithii*. Установлено единообразие признаков семени на родовом уровне. Отмечены видовые особенности. Приведены оригинальные данные о строении коробочки типового вида *C. griffithii* и характере ее вскрывания. Сделана попытка оценить структуру семени и родственные отношения семейств *Rubiaceae* и *Carlemanniaceae*.

Структуре семени придается большое значение в решении конкретных задач таксономии покрытосеменных, построении их естественной филогенетической системы, в познании путей структурной эволюции растений (Netolitzky, 1926; Martin, 1946; Тахтаджян, 1966, 1987; Corner, 1976; Boĕsewinkel, Bouman, 1984; Данилова и др., 1990, и др.). В морфологии растений не менее важна разработка проблем эволюционного преобразования семян, а также их морфологической типологии и классификации. Немало уже сделано в этом направлении (Netolitzky, 1926; Martin, 1946; Corner, 1976, и др.).

Несомненно, решение многих теоретических вопросов невозможно без «заполнения белых пятен» — изучения морфологии плода и семени конкретных таксонов с учетом всех экзо- и эндоморфных признаков, которые существенно дополняют характеристику таксона любого ранга. Это особенно актуально для слабо изученных мелких таксонов (видов, родов), ранг которых, их систематическое положение часто бывают не определены, а родственные отношения с другими группами растений не всегда ясны. К таким таксонам относится род *Carlemannia*. В последней версии системы покрытосеменных (Тахтаджян, 1987) род *Carlemannia* вместе с родом *Silvanthus* (=*Sylvianthus*) представлены в ранге самостоятельного сем. *Carlemanniaceae* пор. *Gentianales* (подкласс *Lamiidae*) рядом с крупным по объему сем. *Rubiaceae*, к которому род *Carlemannia* нередко относят. Разные взгляды на систематическое положение родов *Carlemannia* и *Silvianthus* изложены в вышеупомянутой монографии (Тахтаджян, 1987). Работы, посвященные наблюдениям и обобщениям в области структуры семени главным образом в обширном сем. *Rubiaceae*, являются наиболее ценными для обсуждения родства рода *Carlemannia* (Bremecamp, 1939, 1952, 1966; Wunderlich, 1971; Robbrecht, 1988, и др.). В связи с тем что в литературе почти нет данных о структуре плода и семени *Carlemannia*, было предпринято их изучение. Род *Carlemannia* включает в себя 3 вида (Schumann, 1891), 2 из которых нами исследованы. Предполагалось дать оценку анатомо-морфологических признаков для определения родственных отношений семейств *Carlemanniaceae* и *Rubiaceae*.

Материал и методика

Исследовали плоды и семена *Carlemannia congesta* Hook. f. и *C. griffithii* Benth. из коллекции Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Плоды подробно изучены на примере типового вида *Carlemannia griffithii*. Морфолого-анатомическое исследование, а также изучение поверхности семени проводили с помощью световой и электронной сканирующей микроскопии по ранее описанной методике (Федотова, Арджанова, 1992). При описании рельефа поверхности и строения семени использована терминология, предложенная в обзорных работах F. Netolitzky (1926), E. Corner (1976), W. Barthlott (1981, 1984), W. Barthlott, R. Schill (1981), F. Boësewinkel, F. Bouman (1984) и др.

Результаты исследования

Плод *Carlemannia* — сухая, вскрывающаяся, 2-гнездная коробочка, развивающаяся из 2-гнездной «полунижней» завязи (Schumann, 1891).

Коробочка *C. griffithii* 0.4—0.7 см дл. и 0.5—0.6 см шир. в самой широкой части, светлая, слегка сжата в базипетальном направлении, с 4 «пузыревидными» вздутиями (ближе к основанию), сужена на вершине; в поперечном сечении не овальная, а «угловатая» (Schumann, 1891), имеет длинную тонкую плодоножку (рис. 1, *1*, *2*). Коробочку венчают 2 довольно мелкие, узкие листоподобные лопасти (остатки верхней части нижней завязи), отгибающиеся наружу, каждая из которых соответствует створке. Следы околоцветника на зрелом плоде не обнаружены (рис. 1, *1*).

Структурная сторона механизма вскрывания выявляется при изучении анатомии перикарпия (см. далее). Вскрывание сложное, смешанное — септицидно-локулицидное. Внутри плода септа-перегородка расположена перпендикулярно (рис. 1, *3*, *а—а*) плоскости расщепления плода и делится пополам в результате расхождения створок вскрывающейся коробочки (рис. 1, *2*, *3*, *б—б*; 2, *1*, *б—б*). Каждая створка (в медианном положении) снаружи продольно вогнута; именно вдоль этого углубления ориентирована и закреплена довольно широкая септа-перегородка, которая делит плод на 2 гнезда (а при вскрывании плода рассекается на 2 половины) (рис. 1, *2*, *3*; 2, *1*). Каждая отдельная створка имеет по 2 округлых расширения-вздутия, увеличивающихся по направлению к основанию плода, где размещается основная масса семян (рис. 1, *2*, *3*). Вдоль каждой из 4 выпуклых частей плода проходит по крупному васкулярному пучку, который может бифуркировать на более мелкие латеральные (рис. 1, *1—3*; 2, *1*, *2*). Линии соединения створок (они же линии растрескивания-расщепления) коробочки также вогнуты вдоль плода (рис. 1, *3*, *б—б*).

2 массивные плаценты (по 1 в гнезде) расположены в основании коробочки и занимают базальное положение в зрелом плоде *Carlemannia*. Плаценты несколько вытянуты поперечно морфологической оси плода, утолщены на концах, размещающихся в базальных расширениях коробочки (рис. 1, *2*, *3*). При вскрывании плода обе плаценты не делятся пополам, как септа-перегородка, к которой они крепятся в основании коробочки, а остаются прикрепленными к одной из половинок септы (рис. 1, *2*, *3*). При изучении плода в развитии можно полнее объяснить особенности развития плацент, формирования перегородки и образования 2-гнездной коробочки *Carlemannia* в целом.

Перикарпий *C. griffithii* тонкий, кожистый, пергаментный в сухом виде, прозрачный в фиксаторе, где сквозь стенку плода просвечивают темно-коричневые семена. Гистологически перикарпий образован паренхимной и механической тканями: паренхима занимает периферическое положение, механическая ткань локализована внутри перикарпия и выстилает гнезда плода (рис. 2). Клетки паренхимы обычно с пластидами, крупные, изодиаметрические, относительно тонкостенные (рис. 2, *2*), с межклетниками разного размера. На поперечных срезах клетки несколько сжаты и вытянуты параллельно поверхности плода (рис. 2, *1—4*). Наружная эпидерма

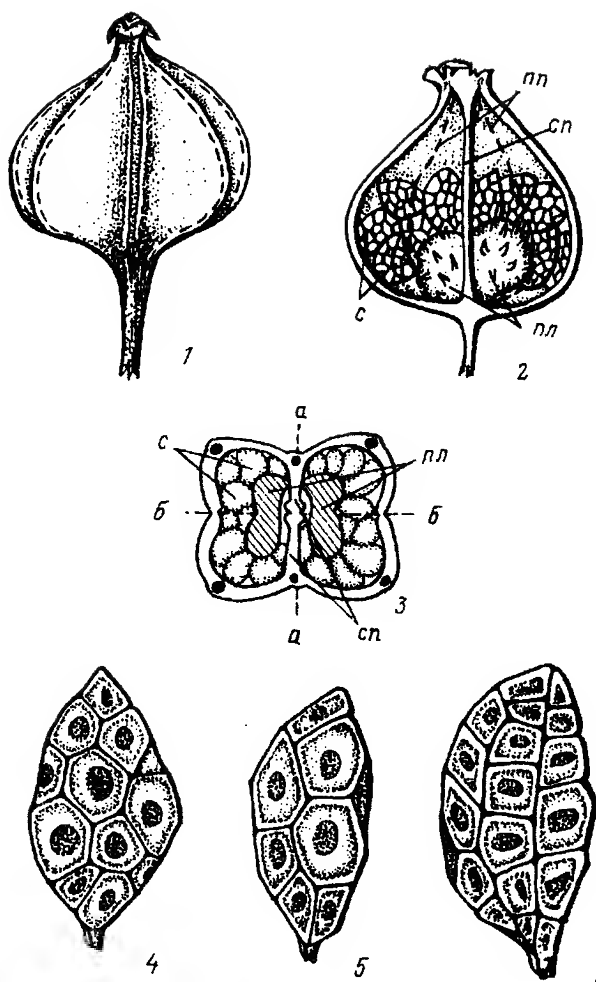


Рис. 1. Плод и семя *Carlemannia griffithii* (*1—5*) и *C. congesta* (*6*).

1 — общий вид; *2* — продольное (часть семян на переднем плане удалена), *3* — поперечное (в основании плода) сечения коробочки: *4—6* — общий вид семян *C. griffithii* (*4*, *5*) и *C. congesta* (*6*). *пл* — плаценты, *пп* — проводящий пучок, *с* — семена, *сп* — септа-перегородка. Продольными пунктирными линиями на *1*, *2* показано положение проводящих пучков. *а—а* — плоскость расположения септы-перегородки; *б—б* — плоскость вскрывания коробочки.

перикарпия образует плотный слой тангенциально вытянутых тонкостенных клеток с тонкой ровной наружной кутикулой. Субэпидермальные слои состоят из более мелких клеток с более плотным содержимым (рис. 2, *2*, *3*).

Внутренняя эпидерма перикарпия дифференцируется в виде 1-слойной механической ткани, состоящей из толстых волокон с одревесневающими стенками и узкими полостями, с редкими поперечными прямыми поровыми каналами (рис. 2, *2—7*). Выстилающая гнезда внутри плода механическая ткань образована волокнами, ориентированными преимущественно вертикально, т. е. продольно оси плода (рис. 2, *7*). Эта ориентация иногда может меняться на поперечную (рис. 2, *4*) в участках между местами расщепления тканей при вскрывании плода и крупными васкулярными пучками или между септой и крупными пучками (рис. 2, *1*, *4*). Здесь поперечные волокна значительно короче по сравнению с вертикально ориентированными (рис. 2, *4*, *7*). Клетки механического слоя (внутренней эпидермы) являются самыми крупными

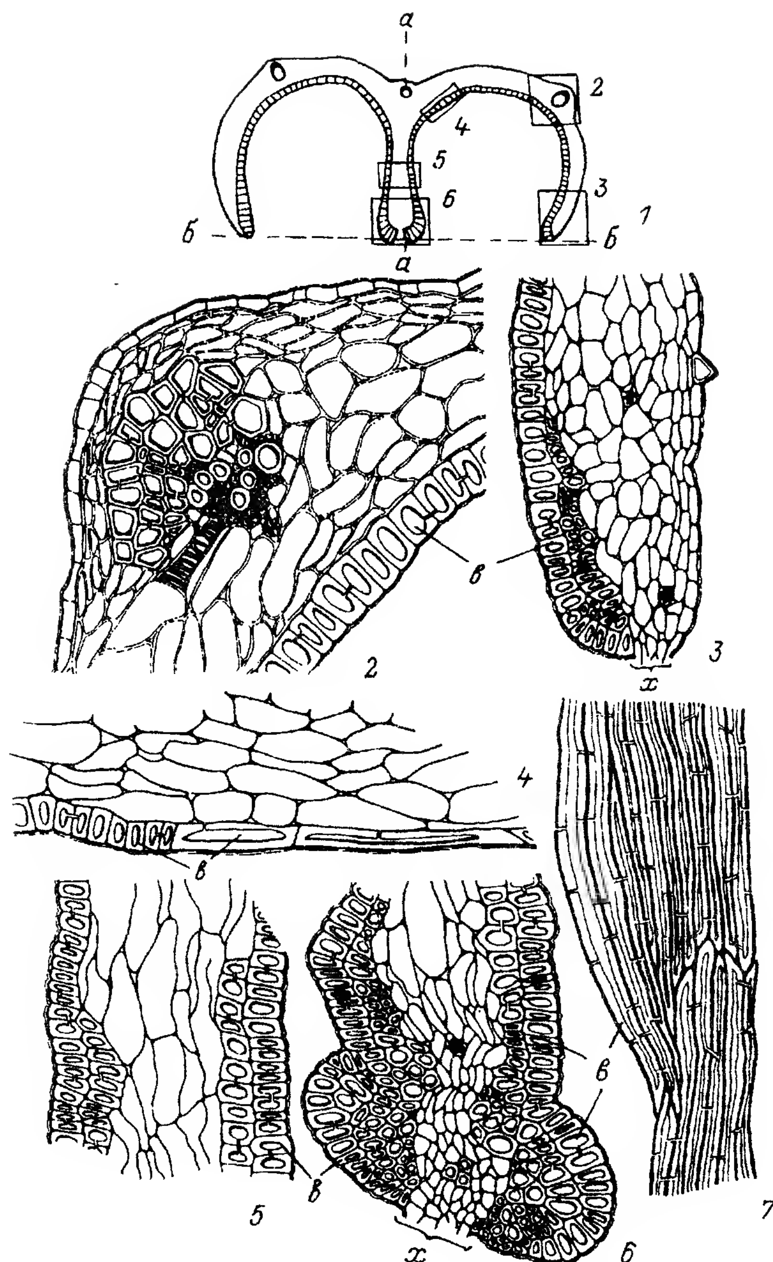


Рис. 2. Анатомия коробочки *Carlemannia griffithii* (*1—7*).

1 — схема расположения тканей створки ближе к базальной части плода на поперечном срезе (вертикальными штриховыми линиями отмечена механическая ткань); *2* — строение перикарпия в области проводящего пучка (для смежных клеток обозначена общая толщина клеточных стенок); *3* — структура перикарпия в районе смыкания (*x*) створок; *4* — деталь внутреннего участка перикарпия с перпендикулярным расположением волокон (*в*); *5*, *6* — фрагменты тканей септы-перегородки в промежуточном участке (*5*) и в районе расщепления (*x*) при вскрывании плода (*6*); *7* — прозенхимные вертикально ориентированные волокна перикарпия. *в* — волокна, *x* — места разрушения паренхимной ткани перикарпия в процессе вскрывания плода. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

механическими элементами перикарпия (рис. 2, *2*, *3*). Крупные васкулярные пучки (их 4), проходящие от вершины плода медианно вдоль его расширений, обладают мощным механическим укреплением из склеренхимных элементов, занимающих в пучке наружное положение. Сосуды мелкие и немногочисленные, спирально-лестничные (рис. 2, *2*). Еще 2 мелких васкулярных пучка тянутся в паренхимных тканях створок напротив перегородки (рис. 1, *3*, *а—а*; 2, *1*).

В зрелых вскрывающихся коробочках рядом с местами расщепления створок число слоев механических элементов всегда увеличено до 2—3 и более (рис. 2, *3*). Объем и число рядов паренхимной ткани, располагающихся в плоскости расщепления, напротив, незначительны (рис. 2, *3*, *х*). Подобное соотношение механических и паренхимных тканей в еще большей мере характеризует механизм расщепления перегородки, делящей плод на 2 гнезда (рис. 2, *6*). Внутренние ряды волокон обычно образованы механическими элементами меньших размеров (рис. 2, *3*, *6*). Число слоев механической ткани в септе уменьшается от линии разрыва при вскрывании плода к ее боковым участкам (рис. 2, *5*). Скопления волокон до 6—7 слоев и более вдоль линии разрыва перегородки образуют массивные утолщения из механических клеток рядом с тонкостенной паренхимой (рис. 2, *6*), которая в перикарпии является непрерывной (рис. 2, *3*, *х*, *6*, *х*) в отличие от прерывающейся механической ткани (рис. 2, *3*, *6*). Таким образом, естественное вскрывание плода обусловлено структурным соотношением механических и паренхимных тканей и их расположением относительно друг друга. Изменение физических условий (влажности и температуры воздуха) приводит к механическому разрыву непрочных стенок немногочисленных клеток паренхимной ткани перегородки и створок в местах расщепления (*х*) (рис. 2, *3*, *6*).

Семена *Carlemannia* мелкие, прямые, с хорошо выраженным оттянутым рубчиком, овальной, слегка удлиненной формы (рис. 1, *4—6*; см. таблицу-вклейку, *1*, *5*). У видов *C. congesta* и *C. griffithii* семена темно-коричневые, 0.4—0.7 мм дл. и 0.3—0.5 мм шир. Число семян в гнезде варьирует в пределах 10—30, располагаются они в коробочке относительно свободно, о чем свидетельствует их овальная форма (рис. 1, *2—6*; см. таблицу, *1*, *5*). У *C. griffithii* встречаются семена и более узкие, с оттянутой (рис. 1, *4*, *5*) или тупой (см. таблицу, *1*, *5*) халазальной частью (?).

Поверхность семени *Carlemannia* неровная, глубоко крупноячеистая, напоминает закономерное расположение ячеек пчелиных сот, особенно у *C. griffithii* (рис. 1, *4—6*; см. таблицу, *1*, *5*). Эта изодиаметрическая полигональная структура клеток семенной кожуры определяет первичную скульптуру поверхности семени (по терминологии Barthlott, 1981, 1984). Каждая ячейка соответствует очертаниям экзотестальной клетки, наружная периклинальная стенка которой тоньше и может сильно западать внутрь полости клетки. Каждая ячейка семени *C. griffithii* имеет с поверхности многоугольную форму, довольно глубокое округленное «дно» и наклонную коническую боковую поверхность, сужающуюся по направлению к центру семени (см. таблицу, *5*, *6*). Иногда дно ячейки слегка овальное и, как правило, более темное по цвету. У *C. griffithii* по сравнению с *C. congesta* ячейки на семени немногочисленные и крупнее по размерам (рис. 1, *4—6*; см. таблицу, *1*, *5*). У *C. congesta* ячейки обычно мельче и ориентированы параллельными рядами вдоль оси семени и не отличаются строгой формой. Они представляют собой глубокие ямки, округленные или вытянутые поперек оси семени (рис. 1, *6*; см. таблицу, *1*, *2*).

Кутикулярный покров семени *Carlemannia* хорошо выражен и формирует вторичную скульптуру поверхности (Barthlott, 1981, 1984), характерную для обоих видов. Кутикула образует многочисленные бугорки и сосочки (микропапиллы) округлой и булавовидной формы, расположенные достаточно равномерно (рис. 3, *1—3*; см. таблицу, *4*, *8*). Только в районе рубчика кутикулярные бугорки сменяются выпуклыми продольными тонкими валиками (см. таблицу, *3*, *7*). На дне ячеек кутикулярные сосочки не столь многочисленны, особенно у *C. griffithii* (см. таблицу, *8*). На поверхности кутикулярных бугорков заметны мельчайшие тонкие складочки (см. таблицу, *4*, *8*). Четких эпикутикулярных образований на семенах *Carlemannia* не выявлено.

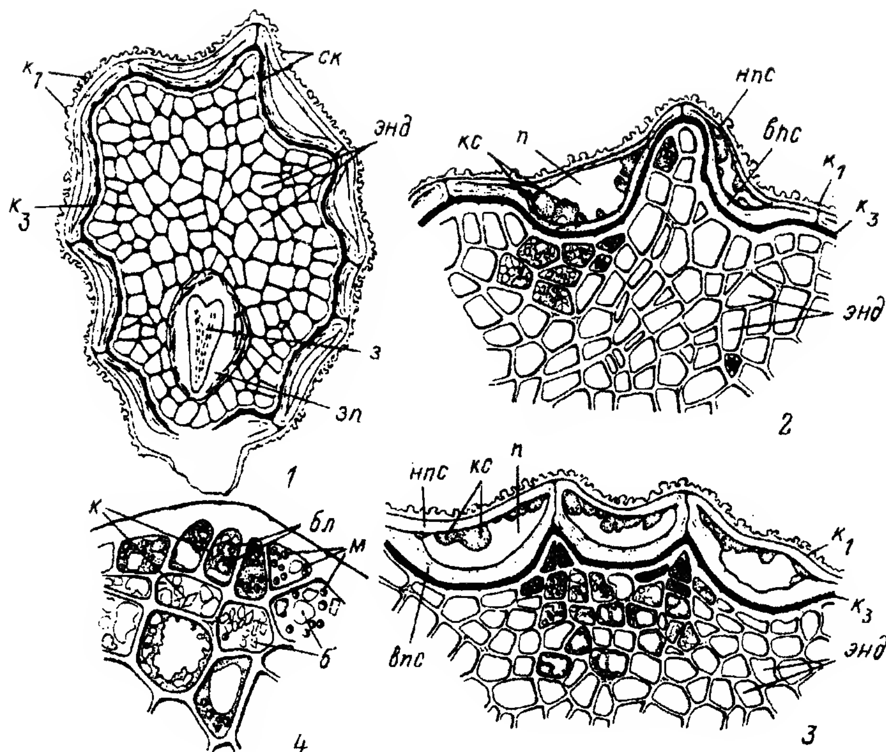


Рис. 3. Строение семени *Carlemannia griffithii* (*1*, *2*) и *C. congesta* (*3*, *4*).

1 — продольный срез семени *C. griffithii*; *2* — фрагмент его периферической части; *3* — фрагмент продольного среза семенной кожуры и эндосперма *C. congesta*; *4* — группа клеток эндосперма *C. congesta* с резервными веществами. *б* — белковые тельца, *бл* — белково-липидные включения, *впс* — внутренняя периклинальная стенка, *з* — зародыш, *зп* — зародышевая полость, *к* — кристаллоиды белка, $к_1$ — наружная кутикула, $к_3$ — внутренняя кутикула, *кс* — клеточное содержимое, *м* — капли масла, *нпс* — наружная периклинальная стенка, *п* — полость экзотестальной клетки, *ск* — семенная кожура, *энд* — эндосперм.

Семязачаток *Carlemannia* морфологически не изучен. В близкородственном сем. *Rubiaceae*, к которому часто относили род *Carlemannia*, семязачаток анатропный (Schumann, 1891, и др.). У *Carlemannia* семязачатки многочисленные в каждом из 2 гнезд завязи и, судя по расположению семян в коробочке, занимают в ней базальное положение на массивно-округлых плацентах (Schumann, 1891). У *C. congesta* и *C. griffithii* число семязачатков, очевидно, около 20—40, возможно, оно превышает число зрелых семян. Для окончательного решения многих возникающих вопросов о структуре необходимы исследования в развитии плода и семени.

Семенная кожура у *Carlemannia* 1-слойная и представлена экзотестой — видоизмененной наружной эпидермой интегумента, выполняющей механическую защитную функцию. Оболочки клеток экзотесты нередко инкрустированы меланинами и флобафенами, а полости имеют содержимое, также пропитанное этими пигментами, в большей степени это наблюдается у *C. griffithii*. Крупные клетки семенной кожуры зрелых семян сильно вдавлены в эндоспермальную ткань, так что каждая клетка имеет вид чаши, чем определяется лопастная структура в наружных слоях эндосперма (рис. 3, *1*—*4*; см. таблицу, *1*, *2*, *5*, *6*). Особенно сильно вогнутыми оказываются толстые и гомогенные, с признаками слоистости внутренние периклинальные стенки экзотестальных клеток (рис. 3, *1*—*3*). Толщина наружных периклинальных стенок по сравнению с внутренними, как правило, меньше у обоих видов (рис. 3, *2*, *3*). Клеточные оболочки семенной кожуры у *C. congesta* в целом толще

таковых у *C. griffithii*, что отражается на рельефе первичной скульптуры поверхности семени: у *C. griffithii* многоугольные ячейки с поверхности более глубокие, чем у *C. congesta* (рис. 1, *4—6*; см. таблицу, *1, 2, 5, 6*). У *C. griffithii* в оболочках откладывается обычно больше растительных пигментов, поэтому семенная кожура у этого вида темнее (темно-коричневая или почти черная), чем у *C. congesta*.

Полости экзотестальных клеток в разной степени узкие, часто неровные по очертаниям, пустые или заполненные клеточным содержимым. Часто наружная и внутренняя периклинальные стенки плотно прилегают друг к другу, тогда полости отсутствуют. Такая структура имеет место в клетках экзотесты, локализованных преимущественно на полюсах семени, и чаще у *C. congesta*, у которого полости в других частях семени обычно более широкие, чем у *C. griffithii*. Когда полости экзотестальных клеток сохраняются, они частично заполнены содержимым, располагающимся вдоль стенок. Однако у исследованных видов *Carlemannia* нередко наблюдается следующая закономерность. У *C. congesta* клеточное содержимое обычно прилегает к наружной периклинальной стенке в виде оформленных округлых или бесформенных глыбок (рис. 3, *3*). У *C. griffithii*, наоборот, внутриклеточные структуры преимущественно смещены к внутренней периклинальной стенке (рис. 3, *2*). В целом у обоих видов внутреннее содержимое экзотестальных клеток, по-видимому, может занимать любую поверхность в полости клетки, оставляя в ней узкий чашевидный пустой просвет.

Экзотестальный слой семени *Carlemannia* со стороны эндосперма подстилает толстая, ровная, блестящая, светлая внутренняя кутикула (при реактивации суданом-III она приобретает желтый цвет) (рис. 3, *1—3*). У *C. congesta* толщина этой кутикулы в некоторых семенах может достигать толщины наружной стенки эндосперма.

У обоих видов *Carlemannia* в состав семенной кожуры также входит мощная скульптурированная наружная кутикула.

Эндосперм в семени *Carlemannia* обильный, занимает почти весь его объем и периферическое положение по отношению к зародышу и окружает его со всех сторон. Эндоспермальные клетки достаточно крупные, обычно полигональной формы, с относительно толстыми, светлыми, блестящими целлюлозными оболочками без пор. Едва заметные межклеточные пространства на стыке 3—4 клеток встречаются редко. Наружные стенки внешнего слоя эндосперма весьма утолщены (рис. 3, *1—4*). Расположение клеток обычно беспорядочное, однако существует некоторая тенденция к увеличению их объема и радиальности в расположении по направлению к центру семени. Клеточные полости крупные (рис. 3, *1—4*). Как уже упоминалось, у обоих видов отмечено лопастное строение внешних слоев эндосперма, что связано с формой и расположением очень крупных экзотестальных клеток, внедренных в эндоспермальную ткань. Подобная структура напоминает начальный этап руминации эндосперма (рис. 3).

В качестве запасных веществ, кроме резервной целлюлозы, отмечены белок и масло, а также довольно крупные немногочисленные включения изодиаметрической формы, проявляющиеся благодаря реакции с суданом-III, возможно, комплексы белково-липидной (?) или липидной природы (рис. 3, *4*, *бл*). Крахмал не выявлен; реакция с JKJ отрицательная. Белковые глобулы бесцветные и многочисленные, хорошо отличаются от других включений эндосперма. Размеры их варьируют от очень мелких до крупных. Самые крупные белковые частицы встречаются у *C. congesta*. Форма также весьма вариабельна — от округлой до полигональной, часто встречаются включения неправильной формы и паракристаллические белковые структуры, наиболее типичные для *C. congesta* (рис. 3, *4*, *к*). Редкие друзы оксалата кальция обнаружены только у *C. griffithii*, при этом они сосредоточены обычно в мелких клетках. Эндоспермальные клетки у *C. congesta* несколько мельче, чем у *C. griffithii*; белковые включения преобладают.

По набору запасных веществ клетки эндосперма проявляют некоторую гетерогенность и определенную локализацию в пределах эндосперма. Так, например, имеются отдельные клетки с круглыми, разной величины, но преимущественно мелкими

каплями чистого масла. Обычно подобные клетки расположены в периферических слоях эндосперма и реже встречаются в глубоких слоях. Число клеток эндосперма, запасающих белковые глобулы в сочетании с каплями масла, преобладает во внутренних слоях ткани. Часть клеток имеет полости, забитые только белковыми частицами. Нередко встречаются клетки, содержащие многочисленные глобулы белка вместе со структурами белково-липидного комплекса. Подобное сочетание запасных веществ наиболее характерно для *C. griffithii*, где белково-липидные структуры довольно крупные, овальной формы. В наружных слоях эндосперма белковые глобулы, как правило, мелкие и немногочисленные. В центральных клетках эндосперма зернистая плазма почти не выражена, но широко представлены многочисленные белковые частицы разной величины (рис. 3, *2—4*).

В эндосперме изученных видов *Carlemannia* вокруг зародыша формируется овальная зародышевая полость и образуется зона лизиса клеток эндосперма (рис. 3, *1*).

З а р о д ы ш семени *Carlemannia* мелкий, прямой, занимает центральное положение и 1/4—1/3 длины эндосперма, несколько смещен к одному из полюсов семени, со всех сторон окружен эндоспермом, зародышевым корнем ориентирован к рубчику (рис. 3, *1*). Семядоли представлены в виде 2 примордиальных бугорков, апекс побега не сформирован. Прямая осевая часть гипокотиля и зародышевого корня немного вытянута. Клетки зародыша мелкие, тоже с белком и маслом. Заметны удлиненные прокамбиальные тяжи (рис. 3, *1*).

Заключение

В строгом смысле слова характеризовать семенную кожуру и семена у покрытосеменных как экзотестальные можно, лишь имея доказательства того, что единственный интегумент семязачатка по происхождению является наружным интегументом, а защитный механический слой семенной кожуры дифференцируется из его наружной эпидермы (Corner, 1976). Для семязачатков с единственным интегументом (в частности, распространенных в пор. *Gentianales*) вопрос его происхождения пока не имеет однозначного решения и на сегодняшний день остается дискуссионным (Тахтаджян, 1948, 1964; Bouman, Schier, 1979; Bouman, 1984; Шамров, 1994, и др.). По этой причине в своей работе мы придерживаемся традиционной терминологии: у видов с унитегмальными семязачатками трансформированную в процессе созревания семени семенную кожуру считаем тестой (testa), а производный из наружной эпидермы слой — экзотестальным (exotestal) (Corner, 1976; Robbrecht, 1988; Данилова и др., 1990, и др.).

Семена у видов *Carlemannia*, обладающие прямым центральным зародышем и обильным периферическим эндоспермом, однотипные. Единственный сохраняющий клеточную структуру слой семенной кожуры, наиболее вероятно, экзотестального происхождения. Он выполняет защитную механическую функцию благодаря сильно утолщенным лигнифицированным оболочкам. Существенным моментом в укреплении семенных покровов является развитие мощной внутренней кутикулы. Функция семенной кожуры усилена еще и непрерывной толстой скульптурированной наружной кутикулой. Видовые различия в строении семенной кожуры у 2 видов *Carlemannia* сводятся лишь к толщине клеточных оболочек и кутикул, числу экзотестальных клеток, их форме, наличию или отсутствию содержимого, его локализации в клеточных полостях, концентрации растительных пигментов в тканях семени. По сравнению с *C. griffithii* у *C. congesta* число экзотестальных клеток на поверхности семени больше, клеточные оболочки обычно толще, полости клеток несколько шире, а слои кутикулы, укрепляющие семенную кожуру, также немного толще. Однако концентрация пигментов в тканях семени *C. congesta* выражена в меньшей степени, чем у *C. griffithii*.

Структура поверхности семян у исследованных видов *Carlemannia* имеет много

общего. Отчетливая ячеистость связана с западанием наружных периклинальных стенок в полости экзотестальных клеток, форму которых определяют более утолщенные внутренние периклинальные стенки. Наиболее оформленной, геометрически полигональной, глубокоячеистой структурой характеризуется поверхность семени *C. griffithii*; в отличие от таковой у *C. congesta* она коррелирует с многоугольной формой более крупных клеток экзотесты. Тонкий микрорельеф семени создает наружная кутикула, одинаково и закономерно скульптурированная у обоих видов.

Строение зародыша и эндосперма у видов *Carlemannia* также сходно. Зародыш центральный, прямой, слабо дифференцирован, окружен периферическим эндоспермом. Единообразие эндосперма проявляется в структуре слоев эндоспермальной ткани, форме, в размере и расположении ее клеток, характере утолщения клеточных оболочек, комбинации резервных веществ в отдельных клетках. Сильное утолщение наружных периклинальных стенок самого внешнего слоя эндосперма за счет резервной целлюлозы, лопастная структура его наружных слоев, наличие запасных веществ белкового и липидного происхождения — общие устойчивые признаки зрелых семян *Carlemannia* родового уровня. Как показало исследование, можно выявить видовые различия. Так, в эндосперме у *C. congesta* чаще встречаются крупные, а также кристаллоподобные белковые частицы; у *C. griffithii* в большей степени образуются белково-липидные структуры и имеются друзы оксалата кальция. Детальное изучение запасающих веществ интересно в таксономическом аспекте, в результате которого можно получить ряд ценных дополнительных диагностических признаков.

Характер плода *Carlemannia* в целом согласуется с немногочисленными литературными данными: это сухая, 2-гнездная, вскрывающаяся 2 створками коробочка (Schumann, 1891). Детальное изучение анатомии перикарпия помогло выявить смешанный септицидно-локулицидный тип вскрывания плода. Изучение завязи в развитии еще в большей степени поможет объяснить особенности формирования оригинальной структуры коробочки *Carlemannia*.

Предварительная оценка структуры семени рода *Carlemannia* и сем. *Rubiaceae* была сопряжена с трудностями из-за обилия литературиых источников по систематике групп родства *Rubiaceae* и многочисленных работ, касающихся репродуктивной сферы данной группы. Для анализа нами использовались в основном обобщающие работы.

Общий принцип построения семени (центральный прямой зародыш и периферический эндосперм) с запасом одинаковых по составу веществ (липидной и белковой природы) у подавляющего числа таксонов *Rubiaceae* вполне согласуется с характером семени рода *Carlemannia*. По разнообразию эндосперма (гомогенный и руминированный, варьирующий по объему) и строению зародыша (мелкий и крупный, с неодинаковой степенью дифференциации), а также большому морфологическому разнообразию плодов сем. *Rubiaceae* является весьма обширной полиморфной группой (Schumann, 1891; Martin, 1946; Corner, 1976; Robbrecht, 1988, и др.). Таксономия сем. *Rubiaceae* еще окончательио не разработана.

Строение семенной кожуры в сем. *Rubiaceae* имеет сходную и для семян *Carlemannia* тенденцию к сохранению экзотестального слоя (Netolitzky, 1926; Corner, 1976; Wunderlich, 1971; Robbrecht, 1988, и др.), остальные внутренние слои интегумента в разной степени облитерируются. Разнообразие структуры экзотестальных клеток в пределах сем. *Rubiaceae* велико, в основном оно касается характера утолщения и пористости вторичных оболочек наряду с формой, размерами и расположением клеток. Ранее строение клеток экзотесты учитывалось как один из основополагающих признаков в характеристике таксонов и разработке системы сем. *Rubiaceae* (Bremekamp, 1952, 1966), которая обсуждается, принимается и широко используется до настоящего времени (Тахтаджян, 1987; Robbrecht, 1988). Как показали последующие разработки, признаки экзотестальных клеток могут быть достаточно вариабельными даже в мелких таксонах *Rubiaceae* (вид, секция, род) и тем более на уровне триб наряду с существующими многочисленными таксонами, гомогенными по этому признаку (Bremekamp, 1952; Wunderlich, 1971; Robbrecht,

1988). Сравнение полученных нами данных и литературных сведений показывает, что по характеру структуры экзотестальных клеток (форме, расположению клеток, утолщению оболочек) семенная кожура *Carlemannia* более сходна с таковой у представителей подсемейства *Urophylloideae* (*Urophylleae*) и *Rubioideae* (*Coccocypseleae*, *Schradereae*), отдельные виды которых могут иметь еще и мелкую пористость (Bremecamp, 1952, 1966). Мощная кутикула, окружающая экзотесту, особенно характерна для подсем. *Rubioideae* (*Hedyotideae*) (Robbrecht, 1988).

Таким образом, в рамках сем. *Rubiaceae* мы находим все характерные черты структурной специализации семени *Carlemannia*, несмотря на то что пока нет возможности указать на его точную структурную модель. Учитывая все вышесказанное, можно утверждать, что нет оснований отрицать близкое родство рода *Carlemannia* и сем. *Rubiaceae* по структуре семени.

Выводы

1. По морфологии плода и семени виды *Carlemannia* (*C. congesta*, *C. griffithii*) имеют большое сходство.

2. Единообразие плода выражается в формировании сухой, 2-гнездной, многосемянной, вскрывающейся 2 створками коробочки. Ее особенностью является смешанный (септицидно-локулицидный) тип вскрывания, механизм которого тесно связан с анатомической организацией структуры перикарпия.

3. Единство структуры семени характеризуется комплексом родовых признаков: семена с центральным и прямым мелким зародышем, обильным периферическим эндоспермом с запасом белков и липидов, с 1-слойной экзотестальной семенной кожурой, состоящей из крупных клеток с утолщенными лигнифицированными оболочками, с толстыми кутикулами — наружной и внутренней.

4. По структуре семени нет оснований отрицать родство рода *Carlemannia* и сем. *Rubiaceae*.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 93-04-20050) и Международного научного фонда Дж. Сороса (грант № 25000).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилова М. Ф., Немирович-Данченко Е. Н., Комар Г. А., Лодкина М. М. Некоторые направления структурной эволюции семян однодольных // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 755—773.

Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 301 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л., 1964. 236 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., 1966. 608 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Федотова Т. А., Арджанова Р. Р. Морфология семени *Gypsophila* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 5. С. 1—16.

Шамров И. И. Интегумент // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб, 1994. Т. 1. С. 150—153.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Barthlott W. Microstructural features of seed surfaces // Syst. Assoc. 1984. Spec. Vol. 25. P. 95—105.

Barthlott W., Schill R. Oberflächenskulpturen bei höheren Pflanzen // Progr. Bot. 1981. Bd 43. S. 27—38.

Boësewinkel F. D., Bouman F. The seed: Structure // Embryology of angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin—Heidelberg, 1984. P. 567—609.

Bouman F. The ovule // Там же. 1984. P. 123—157.

Bouman F., Schier S. Ovule ontogeny and seed coat development in *Gentiana* with a discussion on the evolutionary origin of the single integument // Acta Bot. Neerl. 1979. Vol. 28. N 6. P. 467—478.

Bremecamp C. E. B. On the position on the genera *Carlemannia* Benth. and *Sylvianthus* Hook. f. // Rec. Trav. Bot. Neerl. 1939. Vol. 36. N 2. P. 372—373.

Bremecamp C. E. B. The African species of *Oldenlandia* L. sensu Hiern et K. Schumann // Verh. Kon. Ned. Akad. Wet. Afd. Nat. 1952. Ser. 2. N 2. P. 1—297.

Bremecamp C. E. B. Remarks on the position, the delimitation and the subdivision of the *Rubiaceae* // Acta Bot. Neerl. 1966. Vol. 15. N 1. P. 1—33.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge, 1976. Vol. 1. 311 p.; Vol. 2. 559 p.

Martin A. C. The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midl. Nat. 1946. Vol. 36. N 3. P. 513—648.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen. Handbuch Pflanzenanat. Bd 10. Berlin, 1926. 360 S.

Robbrecht E. Tropical woody *Rubiaceae* // Opera Botanica Belgica. 1. Edided Nat. Bot. Gard. of Belgium. Meise, 1988. 271 p.

Schumann K., Rubiaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1 Aufl. Leipzig, 1891. Teil 4. Abt. 4. S. 1—156.

Wunderlich R. Die systematische Stellung von *Theligonum* // Österr. Bot. Zeitschr. 1971. Bd 119. H. 4-5. S. 329—394.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 XII 1995

SUMMARY

Structure of the mature *Carlemannia* seeds has been studied with the help of the light and scanning electron microscopes. The seed coat of the *Carlemannia* species (*C. congesta* and *C. griffithii*) consists of only exsotestal cells with lignified and thickened walls. The rest layers of integument are completely destroyed. In the mature seeds the exsotestal layer is strengthened by the outer and inner cuticles. The seed structure unity of the *Carlemannia* species is further characterized by the straight central small embryo and rich peripheral endosperm with the store of proteins and lipids. In terms of the fruit morphology, the *Carlemannia* species also exhibit a great similarity: the fruit is invariably a dry, two-locular, polyspermous, dehiscent two-valvate capsule. Its characteristic feature is a compound (mixed) septico-loculicidal type of dehiscence, the mechanism of which is closely connected with the anatomical organisation of the pericarp structure. The external seed morphology, structure of the embryo and endosperm, the peculiarities of the exotestal cell structure, including the macro- and micromorphology of the surface, fruit structure all belong to the constant patterns of the genus and species. An attempt has been made to evaluate the seed structure and relationship of the *Rubiaceae* and *Carlemanniaceae*.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.325 (265.2 : 268.62)

© R. M. Gogorev, Yu. B. Okolodkov

SPECIES COMPOSITION OF THE PLANKTONIC AND SEA-ICE ALGAE IN THE CHUKCHI SEA AND LAVRENTIYA BAY (BERING SEA, AUGUST 1991)

Р. М. ГОГОРЕВ, Ю. Б. ОКОЛОДКОВ. ВИДОВОЙ СОСТАВ ПЛАНКТОННЫХ И ЛЕДОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ЧУКОТСКОМ МОРЕ И ЗАЛИВЕ ЛАВРЕНТИЯ БЕРИНГОВА МОРЯ В АВГУСТЕ 1991 г.

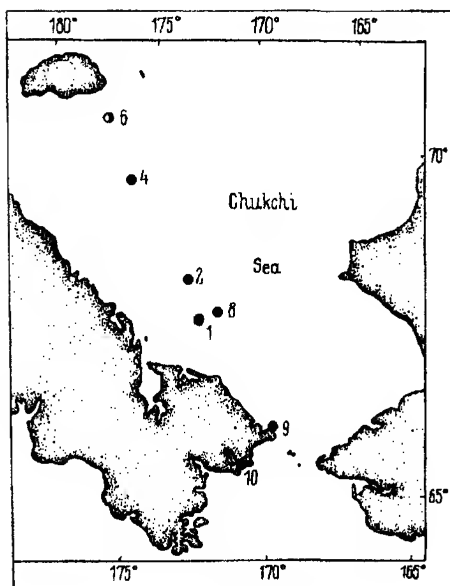
Seven phytoplankton samples and one sample of sea-ice algae were collected in the Chukchi Sea and Lavrentiya Bay, the northern Bering Sea, in August 1991. The list of taxa includes 148 diatoms, 15 dinoflagellates, 2 chrysophyceans, 1 chlorophycean and 1 species of uncertain taxonomic position. Twelve freshwater and freshwater-brackish-water species are included. Seasonal occurrence of planktonic and sea-ice algae in the Chukchi Sea is discussed.

At present, the problem of biodiversity of Arctic biota attracts more attention, compared to previous decades. Some Arctic regions influenced by the warmer currents originated from the Atlantic and Pacific have rich marine flora and fauna. The number of phytoplankton species in the Chukchi Sea is comparable to that in the Bering Sea and much more than in waters of the Laptev and Beaufort seas, and the Arctic Basin.

Species composition of the phytoplankton and sea-ice algae in the Chukchi Sea has been studied for over 100 years (Cleve, 1883; Mann, 1925; Phifer, 1934; Ширшов, 1936, 1937; Киселев, 1937; Bursa, 1963; Meguro et al., 1966, 1967; Horner, 1976, 1977, 1984; Horner, Alexander, 1972; Saito, 1974; Saito, Taniguchi, 1978; Полякова, 1982; Рыжов и др., 1984; Околодков, 1986, 1987а—в, 1989, 1990; Okolodkov, 1987, 1992). The aim of the present paper is to list the phytoplankton species from the western Chukchi Sea and to determine its seasonal condition.

Material and methods

The material for the present study was collected by R. M. Gogorev in the expedition A-64 of the Arctic and Antarctic Research Institute, on board the research vessel (RV) «Georgiy Maksimov» in the Chukchi Sea and Lavrentiya Bay, northern Bering Sea, August 9—16, 1991. Seven phytoplankton samples were taken at seven stations with a 37 cm diameter plankton-net, having a mesh size of 70 µm; net hauls were from the bottom to the surface (see figure). Temperature and salinity ranges and the geographical co-ordinates of the plankton stations are given in tab. 1. One sample of sea-ice algae was collected from first-year drifting ice, most likely, of local origin, at St. 6 near Wrangel Island. A piece of ice was detached from the lower part of ice-floe, placed in a plastic container and allowed to melt at room temperature. All samples were fixed with neutralised 40 % formaldehyde solution for a final concentration of 2 %. Both water mounts and permanent slides were examined in the laboratory. Permanent slides were prepared by boiling the samples with concentrated sulphuric acid and mounting the frustules in Eljashev's medium having a refractive index of 1.66—1.68 (Эльяшев, 1957). Detailed information on the optics employed was published elsewhere (Околодков, 1989). In addition, an Apochromat HI 100/1.32 objective (Carl Zeiss, Jena) was used. The species



Location of plankton and ice stations taken by RV «Georgiy Maksimov» in the Chukchi and Bering seas, August 1991.

Plankton stations (1, 2, 4, 8—10) are shown by filled circles, plankton and ice station (6) by half-filled circle.

was considered dominant, if its portion was more than 10 % of the total number of cells in the sample. Numerous literature was used to identify the algae (Cupp, 1943; Диатомовый анализ, 1949, 1950; Киселев, 1950; Brunel, 1962; Poulin, Cardinal, 1982a, b, 1983; Cardinal et al., 1984, 1986; Poulin et al., 1984; Bérard-Therriault et al., 1986, 1987; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988; Макарова, 1988; Hasle, Lange, 1989; Medlin, Hasle, 1990; Poulin, 1990; Polar marine diatoms, 1990; Crawford et al., 1994).

Results and discussion

A total of 167 species was recorded (tab. 2). The list comprises 148 diatoms (103 pennate and 45 centric diatoms), 15 dinoflagellates, 2 chrysophyceans, 1 chlorophycean and 1 species of uncertain taxonomic position.

The data obtained allow us to draw some conclusions with regard to the seasonal occurrence of some species. The seasonal characteristics of the planktonic algae in the Chukchi Sea (Ширшов, 1936, 1937; Околодков, 1987a, в) and the species composition of the sea-ice flora developing on the lower surface of the first-year drifting ice (Околодков, 1990; Okolodkov, 1992) were established and confirmed previously. Species succession in the study area was also investigated by K. Saito and A. Taniguchi (1978).

At St. 6, both the ice and net samples contained typical sea-ice algae characteristic of the lower ice surface in March—April in the Chukchi and all Siberian seas. The species composition at Sts. 1, 4 and 8 characterises the late spring — early summer. The spring species *Chaetoceros socialis* and *C. furcellatus*, the spring-summer species *Thalassiosira*

TABLE 1

Temperature and salinity ranges at plankton stations in the Chukchi Sea and Lavrentiya Bay, the Bering sea, August 1991

Station number	Location		Depth, m	Date	Temperature range, °C	Salinity range, ‰
	N	W				
1	67°39′	173°01′	47	9 IX	Not measured	31.5—33.0
2	68°20′	173°11′	50	9 IX	−0.58—6.32	31.5—32.12
4	69°46′	175°46′	58	9 IX	−0.54—5.61	31.4—33.32
6	70°36′	177°01′	51	10 IX	Not measured	Not measured
8	67°46′	172°23′	47	14 IX	−0.41—6.36	31.13—32.61
9	66°10′	169°50′	18	15 IX	5.65—7.60	29.41—31.67
10	65°36′	171°00′	11	16 IX	6.76—7.36	31.29—31.87

TABLE 2

List of planktonic and sea-ice algae found in the Chukchi Sea and Lavrentiya Bay, the Bering Sea, in August 1991

Taxon	Station numbers
Dinoflagellata	
Ceratium arcticum (Ehr.) Cl.	1, 2*, 6, 8–10
C. fusus (Ehr.) Duj.	8
C. lineatum (Ehr.) Cl.	10
C. pentagonum Gour.	9, 10
Dinophysis norvegica Clap. et Lachm.	4
D. rotundata Clap. et Lachm.	10
Heterocapsa triquetra (Ehr.) Stein	10
Peridiniella catenata (Lev.) Balech	1
Prorocentrum micans Ehr.	4
Protoperidinium cf. brevipes (Pauls.) Balech	6i
P. depressum (Bail.) Balech	1, 2, 10
P. leonis (Pav.) Balech	10
P. pallidum (Ostf.) Balech	2, 10
P. pellucidum Bergh	2, 9, 10
Scrippsiella trochoidea (Stein) Loeblich III	1, 10
Chrysophyta	
Dinobryon balticum (Schütt) Lemm.	1, 2, 4, 6, 8, 10
D. petiolatum Willen	6i
Bacillariophyta	
Centrophyceae	
Attheya septentrionalis (Oestr.) Crawford	6i, 10
**Aulacosira granulata (Ehr.) Sim.	4, 9
**A. italica (Ehr.) Sim. var. italica	4
A. italica var. subarctica O. Müll.	4
Bacterosira fragilis Gran	2, 4, 6, 6i, 9
Chaetoceros atlanticus Cl.	6, 9, 10
C. borealis Bail.	10
C. compressus Laud.	1, 2, 4*, 6, 8, 9, 10*
C. concavicornis Mangin	1, 2, 4, 6, 8–10
C. convolutus Castr.	1, 8–10
C. curvisetus Cl.	9
C. debilis Cl.	2*, 9, 10*
C. decipiens Cl.	1, 4, 6, 8–10
C. diadema (Ehr.) Gran var. diadema	1, 2, 4, 6, 8, 9*, 10*
C. diadema var. pulchra Axentjev	9
C. didymus Ehr.	8
C. furcellatus Bail.	1, 2, 4, 6i, 8*, 9, 10
C. laciniosus Schütt	1, 4, 8, 9, 10*
Chaetoceros mitra (Bail.) Cl.	8–10
C. radicans Schütt	6, 10
C. simplex Ostf.	6i
C. socialis Laud.	1*, 2*, 4, 6*, 6i, 8*, 9
C. teres Cl.	1, 2, 4, 6, 8–10
C. willei Gran	10
Coscinodiscus asteromphalus Ehr. var. asteromphalus	1, 2, 4, 6, 8–10
C. asteromphalus var. subbuliens (Jörg.) A.Cl.	1, 4, 9
C. concinnus W. Sm.	1, 4, 6, 8
C. cf. curvatulus Grun.	1, 4, 6, 9, 10
C. marginatus Ehr.	4, 8
C. oculus-iridis Ehr.	1, 4, 6, 8–10
Detonula confervacea (Cl.) Gran	1, 4, 6*
Eucampia zodiacus Ehr. var. recta I. Kiss.	9
Leptocylindrus danicus Cl.	1*, 2*, 4*, 8, 9, 10*
Melosira arctica (Ehr.) Dickie	6, 6i
Odontella aurita (Lyngb.) Ag.	1, 4, 6, 6i, 9, 10
Porosira glacialis (Grun.) Jörg.	1, 4, 6, 6i, 8–10
Proboscia alata (Bright.) Sundström	1, 2, 4, 8, 9, 10*
Rhizosolenia borealis Sundström	1, 4
R. hebetata (Bail.) Gran f. hebetata	9
R. hebetata f. semispina (Hensen) Gran	1, 2, 4, 6, 8–10
R. setigera Bright.	4, 8–10
Thalassiosira anguste-lineata (A.S.) G. Fryx. et Hasle	8–10
T. antarctica Comb.	1, 2, 4, 6*, 6i, 8–10
T. eccentrica (Ehr.) Cl.	1, 8, 9
T. gravida Cl.	1, 6, 9
T. hyperborea (Grun.) Hasle var. hyperborea	6, 6i
T. nordenskioeldii Cl.	1*, 2*, 4*, 6*, 6i, 8*, 9*, 10
T. oestrupii (Ostf..) Hasle var. oestrupii	4, 6, 6i, 9, 10
T. pacifica Gran	4, 9, 10
Pennatophyceae	
Achnanthes lanceolata (Bréb.) Grun.	8
A. taeniata Grun.	1, 4, 6*, 6i, 8, 10
Amphora abludens Sim.	10

TABLE 2 (*continuation*)

Taxon	Station numbers
Amphora acutiscula Kütz.	10
A. angusta Greg. var. *angusta*	9, 10
A. angusta var. *ventricosa* Greg.	9
A. coffeaeformis Ag.	9
***A. copulata* (Kütz.) Schoemann et Archibald	9, 10
A. laevis Greg. var. *minuta* Cl.	9
A. cf. *lineolata* Ehr.	9
Cocconeis costata Greg.	9, 10
C. schmidtii (I. Kiss.) Sheshuk.	10
Craspedopleura kryophila (Cl.) Poul.	6, 6i
Cylindrotheca closterium (Ehr.) Reimann et Lewin	1, 2*, 4, 6, 6i, 8—10
***Diatoma tenuis* Ag. var. *tenuis*	10
Diploneis litoralis (Donk.) Cl. var. *arctica* Cl.	6, 6i
D. litoralis var. *clathrata* (Oestr.) Cl.	4, 6, 6i
D. oestrupii Hust.	6, 6i
D. smithii (Bréb.) Cl.	10
Donkinia carinata (Donk.) Ralfs	10
Entomoneis gigantea (Grun.) Poul. et Card. var *septentrionalis* (Grun.) Poul. et Card.	6, 6i
E. kjellmanii (Cl.) Poul. et Card. var. *kjellmanii*	6, 6i
E. kjellmanii var. *subtilis* (Grun.) Poul. et Card.	6i
E. kryophila (Cl.) Okol.	6i
E. paludosa (W. Sm.) Reim. var. *hyperborea* (Grun.) Poul. et Card.	6, 6i, 10
Epithemia turgida (Ehr.) Kütz.	6
***E. zebra* (Ehr.) Kütz. var. *saxonica* (Kütz.) Grun.	6
***Fragilaria famelica* (Kütz.) Lange-Bertalot	10
F. fasciculata (Ag.) Lange-Bertalot	10
Fragilariopsis cylindrus (Grun.) Krieger	1, 2, 4, 6, 6i, 8—10
F. oceanica (Cl.) Hasle	1, 2, 4, 6*, 6i*, 8—10
Gomphonema parvulum Kütz.	8
Gyrosigma concilians (Cl.) Okol.	6i
G. fasciola Ehr. var. *sulcata* (Grun.) Cl.	10
G. hudsonii Poul. et Card.	6i
G. tenuissimum (W. Sm.) Griff. et Henfrey var. *hyperborea* (Grun.) Cl.	1, 6i
***Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun.	1
Haslea crucigera (W. Sm.) Sim.	10
H. crucigeroides (Hust.) Sim.	6i
H. kjellmanii (Cl.) Sim.	6, 6i
Licmophora sp.	10
Navicula algida Grun.	6i
N. directa (W. Sm.) Ralfs var. *directa*	4, 6, 6i, 9, 10
N. directa var. *javanica* Cl.	10
N. duerrenbergiana Hust.	10
N. forcipata Grev. var. *densestriata* A. S.	6, 8—10
N. gelida Grun. var. *radissonii* Poul. et Card.	6
N. glacialis (Cl.) Grun. var. *glacialis*	6i
N. glacialis var. *hudsonii* Poul. et Card.	6i
N. imperfecta Cl.	1, 6, 6i
N. impexa Hust.	6, 6i
N. kariana Grun. var. *kariana*	6i
N. kariana var. *detersa* Grun.	6i
N. kryokonites Cl. var. *kryokonites*	6i
N. kryokonites var. *subprotracta* Cl.	6i
N. lanceolata (Ag.) Ehr.	10
N. obtusa Cl.	1, 6, 6i, 8
N. oestrupioides Hust.	6
N. pelagica Cl.	1, 6, 6i
N. cf. *peregrina* (Ehr.) Kütz.	6i, 9
N. salinarum Grun.	9, 10
N. septentrionalis (Grun.) Gran	1, 4, 6, 6i, 8, 10
N. sibirica (Grun.) Cl.	6i
***N. slesvicensis* Grun.	1, 4
N. subinflata Grun.	6i
N. superba Cl. var. *superba*	6
N. superba var. *crassa* (Oestr.) Gran	6, 6i
N. superba var. *elliptica* Cl.	6i
N. transitans Cl. var. *transitans*	4, 6, 6i, 9
N. transitans var. *derasa* (Grun.) Cl.	4, 6*, 6i, 10
N. transitans var. *derasa* f. *minuta* Cl.	9
N. transitans var. *incudiformis* (Grun.) Cl.	6i
N. trigonocephala Cl. var. *trigonocephala*	4, 6, 6i
N. trigonocephala var. *depressa* Oestr.	6, 6i
N. valida Cl. et Grun. var. *valida*	6, 6i
N. valida var. *minuta* Cl.	1, 6
N. vanhoeffenii Grun.	1, 6
Nitzschia angularis W. Sm.	2, 6i, 9, 10
N. arctica Cl.	1, 6, 6i, 8
N. brebissonii W. Sm. var. *borealis* (Grun.) Cl.	2, 6, 6i, 10
N. distans Greg. var. *erratica* Cl.	6, 6i

Taxon	Station numbers	Taxon	Station numbers
Nitzschia frigida Grun.	1, 2, 4, 6*, 6i*, 8, 10	*Pleurosigma stuxbergii* Cl. et Grun. var. *stuxbergii*	1, 6, 6i
N. gelida Cl. et Grun.	6, 6i	*P. stuxbergii* var. *rhomboides* Cl.	6, 6i
***N. hungarica* Grun.	6	*Pseudogomphonema arcticum* Grun.	4
N. hybrida Grun.	6, 8	*P. groenlandicum* Oestr.	6i
N. laevissima Grun.	6, 6i, 10	*P. septentrionale* Oestr. var. *septentrionale*	1, 4, 6, 6i
N. lanceolata W. Sm. var. *pygmaea* Cl.	6i, 10	*P. septentrionale* var. *angustatum* Oestr.	1, 6, 6i
N. longissima (Bréb.) Ralfs	6, 9, 10	*Pseudonitzschia seriata* (Cl.) H. Perag. in H. et M. Perag.	4, 6, 6i, 8—10
N. polaris (Grun.) Grun.	4, 6*, 6i*	*Rhabdonema arcuatum* (Lyngb.) Kütz.	4
N. scabra Cl.	6, 6i	*Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun.	9
N. wankaremae Cl.	6i	*Stauroneis pellucida* Cl. var. *cuneata* Oestr.	6i
***Pinnularia leptosoma* (Grun.) Cl. var. *leptosoma* f. *robusta* Schirschov	10	*S. radissonii* Poul. et Card.	6, 6i
P. polaris Heiden	6i	*S. spicula* Hickie	6
P. quadratarea (A. S.) Cl. var. *quadratarea*	6, 9	*Stenoneis inconspicua* Greg. var. *baculus* (Cl.) Cl.	6, 6i
P. quadratarea var. *bicontracta* (Oestr.) Heiden	6, 6i	*S. obtuserostrata* (Hust.) Poul.	6i
P. quadratarea var. *capitata* Heiden	6, 6i	*Synedra hyperborea* Grun.	6i
P. quadratarea var. *constricta* (Oestr.) Heiden	6i, 10	*S. kamtschatica* Grun. var. *finmarchica* Grun.	10
P. quadratarea var. *constricta* f. *interrupta* Heiden	6i	*S. tabulata* (Ag.) Kütz.	10
P. quadratarea var. *densestriata* Cl.	6	***Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz.	4
P. quadratarea var. *dubia* Heiden	6, 6i	*Thalassionema nitzschioides* Grun.	2, 4, 6, 6i, 8—10
P. quadratarea var. *leptostauron* (Grun.) Cl.	8—10	*Thalassiothrix longissima* Cl. et Grun.	4, 10
P. quadratarea var. *maxima* (Oestr.) Boyer	6i	*Chlorophyta*	
P. quadratarea var. *minor* (Oestr.) Heiden	6, 6i	*Pyramimonas* sp.	6i
P. quadratarea var. *subglabra* (Oestr.) Poul. et Card.	6	Uncertain division	
P. semiinflata (Oestr.) Gran	6i	*Ebria tripartita* (Schum.) Lemm.	9, 10
***P. viridis* (Nitzsch) Ehr.	1		
Pleurosigma clevei Grun.	6		
P. delicatulum W. Sm.	10		
P. praelongum Cl.	10		

Note. * Station where a species or variety was dominant; ** freshwater or freshwater-brackishwater species; 6i — sample of sea-ice algae from St. 6.

nordenskioeldii, the summer species *Chaetoceros debilis* and *Leptocylindrus danicus* and the nearly always frequent planktonic-benthic *Cylindrotheca closterium* dominated.

Sts. 9 and 10 demonstrate an advanced stage of developing the seasonal phenomena. Typically summer species *Chaetoceros diadema* var. *diadema*, *C. laciniosus* and *Leptocylindrus danicus* predominated. The difference between these stations was in other dominant species. *Thalassiosira nordenskioeldii* prevailed at St. 9, the summer species *Chaetoceros compressus* and *C. debilis* as well as the summer-autumn species *Proboscia alata* were predominating at St. 10. Exactly Sts. 9 and 10 were carried out in the areas with the warmest water (tab. 1). On the whole, the data on the species composition and the dominant forms support the previously established regularity of the seasonal phenomena in the Chukchi Sea where the seasonal development of phytoplankton in the

northern and western areas is delayed compared to the southern and eastern parts. This seasonal development is associated with the Pacific Current and the ice regime.

The phytoplankton is primarily represented by marine and brackish-water-marine species. However, 12 freshwater and freshwater-brackish-water diatoms were found at Sts. 1, 4, 6, 9 and 10 (species marked with two asterisks in tab. 2), none of which occurred in large numbers.

Acknowledgements

We are thankful to Ms. S. P. Gousarova, the leader of the expedition A-64, for providing the time to collect phytoplankton and to the crew of the RV «Georgiy Maksimov» for making the collections possible.

The present work was supported by the Russian Foundation for Basic Science (project N 95-04-11762a).

LITERATURE CITED

Диатомовый анализ / Под общ. ред. А. Н. Криштофовича. Л., 1949. Кн. 2. 343 с.; 1950. Кн. 3. 635 с.

Киселев И. А. Состав и распределение фитопланктона в северной части Берингова и южной части Чукотского морей // Исследования морей СССР. М.—Л., 1937. Вып. 25. С. 217—245.

Киселев И. А. Панцирные жгутиконосцы (*Dinoflagellata*) морей и пресных вод СССР. М.—Л., 1950. 280 с.

Макарова И. В. Диатомовые водоросли морей СССР. Род *Thalassiosira* Cl. Л., 1988. 118 с.

Околодков Ю. Б. Планктонные водоросли Чукотского моря: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 262 с.

Околодков Ю. Б. Планктонные водоросли, новые и редкие для Чукотского моря // Novitates Systematicae Plantarum non Vascularum. Л., 1987а. Т. 24. С. 61—68.

Околодков Ю. Б. Планктонные водоросли Чукотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987б. 17 с.

Околодков Ю. Б. Сезонные изменения фитопланктона Чукотского моря // Укр. бот. журн. 1987в. Т. 44. № 4. С. 44—46.

Околодков Ю. Б. Водоросли льдов Восточно-Сибирского моря в мае 1987 г. // Novitates Systematicae Plantarum non Vascularum. Л., 1989. Т. 26. С. 36—41.

Околодков Ю. Б. Водоросли льдов Чукотского моря в марте—апреле 1988 г. // Novitates Systematicae Plantarum non Vascularum. Л., 1990. Т. 27. С. 16—20.

Полякова Е. И. Диатомеи сублиторали и лагун Чукотского и Восточно-Сибирского морей // Океанология. 1982. Т. 22. С. 809—812.

Рыжов В. М., Русанов В. С., Латышев В. С. Химико-биологическая индикация водных масс Чукотского моря // Тр. Аркт. и Антаркт. науч.-иссл. ин-та. Л., 1984. Т. 368. С. 26—40.

Ширшов П. П. Планктон как индикатор ледового режима моря // Научные работы экспедиции на ледоколе «Красин» в 1935 году. Л., 1936. С. 59—73.

Ширшов П. П. Сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовым режимом // Биологические индикаторы гидрологического и ледового режима полярных морей СССР. Л., 1937. С. 47—113. (Тр. Аркт. ин-та. Т. 82).

Эльяшев А. А. О простом способе приготовления высокопреломляющей среды для диатомового анализа // Тр. Науч.-иссл. ин-та геологии Арктики. Л., 1957. Вып. 4. С. 74—75.

Bérard-Therriault L., Cardinal A., Poulin M. Les diatomées benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 6. *Naviculales*: *Cymbellaceae* et *Gomphonemaceae* // Natur. Can. 1986. Vol. 113. P. 405—429.

Bérard-Therriault L., Cardinal A., Poulin M. Les diatomées benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 8. *Centrales* // Natur. Can. 1987. Vol. 114. P. 81—103.

Brunel J. Le phytoplancton de la baie des Chaleurs. Montréal, 1962. 365 p.

Bursa A. Phytoplankton in coastal waters of the Arctic Ocean at Point Barrow, Alaska // Arctic. 1963. Vol. 16. N 4. P. 239—262.

Cardinal A., Poulin M., Bérard-Therriault L. Les diatomées benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 4. *Naviculales*, *Naviculaceae* (a l'exclusion des genres *Navicula*, *Donkinia*, *Gyrosigma* et *Pleurosigma*) // Natur. Can. 1984. Vol. 111. P. 369—394.

Cardinal A., Poulin M., Bérard-Therriault L. Les diatomées benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 5. *Naviculales, Naviculaceae*: les genres *Donkinia, Gyrosigma* et *Pleurosigma* // Natur. Can. 1986. Vol. 113. P. 167—190.

Cleve P. T. Diatoms, collected during the expedition of the «Vega» // «Vega»-Expeditionens Vetenskapliga Iakttagelser. Stockholm, 1883. Bd 3. P. 455—517.

Crawford R. M., Gardner C., Medlin L. K. The genus *Attheya*. I. A description of four new taxa, and the transfer of *Gonioceros septentrionalis* and *G. armatas* // Diatom Res. 1994. Vol. 9. N 1. P. 27—51.

Cupp E. E. Marine plankton diatoms of the west coast of North America // Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif. 1943. Vol. 5. P. 1—237.

Hasle G. R., Lange C. B. Freshwater and brackish water *Thalassiosira* (*Bacillariophyceae*): taxa with tangentially undulated valves // Phycologia. 1989. Vol. 28. N 1. P. 120—135.

Horner R. Sea ice organisms // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1976. Vol. 14. P. 167—182.

Horner R. History and recent advances in the study of ice biota // Polar oceans. Proc. SCOR/SCAR Polar oceans Conf. Montreal, May 1974. Calgary, 1977. P. 269—283.

Horner R. Do ice algae produce the spring phytoplankton bloom in seasonally ice-covered waters? A review of recent literature // Proc. 7 Int. Diatom Symp. Philadelphia, August 22—27, 1982. Koenigstein, 1984. P. 401—409.

Horner R., Alexander V. Algal populations in Arctic sea ice: an investigation of heterotrophy // Limnol. Oceanogr. 1972. Vol. 17. N 3. P. 454—458.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 1 Teil: *Naviculaceae*. Süsswasserflora von Mitteleuropa 2/1. Jena, 1986. 876 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 2 Teil: *Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae*. Süsswasserflora von Mitteleuropa 2/2. Stuttgart—N. Y., 1988. 596 p.

Mann A. The marine diatoms of the Canadian Arctic Expedition 1913—1918 // Rep. Can. Arctic Exped. 1913—1918. Vol. 4: Botany, F: Marine diatoms, Southern party — 1913—1916. FA Acland, Ottawa, 1925. P. 3F—33F.

Medlin L. K., Hasle G. R. Some *Nitzschia* and related diatom species from fast ice samples in the Arctic and Antarctic // Polar Biol. 1990. Vol. 10. P. 451—479.

Meguro H., Ito K., Fukushima H. Diatoms and the ecological conditions of their growth in sea ice in the Arctic Ocean // Science. 1966. Vol. 152. P. 1089—1090.

Meguro H., Ito K., Fukushima H. Ice flora (bottom type): a mechanism of primary production in polar seas and the growth of diatoms in sea ice // Arctic. 1967. Vol. 20. P. 114—133.

Okolodkov Yu. B. Phytoplanktonic indicators of the Pacific Current in the Chukchi Sea // Bot. J. (Leningrad). 1987. Vol. 72. N 4. P. 464—466.

Okolodkov Yu. B. Cryopelagic flora of the Chukchi, East Siberian and Laptev seas // Proc. 13 Symp. Nat. Inst. Polar Res. Polar Biol. Tokyo, December 5 and 6, 1990. Tokyo, 1992. P. 28—43.

Phifer L. D. The occurrence and distribution of plankton diatoms in Bering Sea and Strait, July 26—August 24, 1934. Rep. Oceanic Cruise US Cost Gard Cutter «Chelan». 1934. 43 p.

Polar marine diatoms / Ed. by L. K. Medlin, J. Priddle. Cambridge, 1990. 214 p.

Poulin M. Sea ice diatoms (*Bacillariophyceae*) of the Canadian Arctic. I. The genus *Stenoneis* // J. Phycol. 1990. Vol. 26. P. 156—167.

Poulin M., Bérard-Therriault L., Cardinal A. Les diatomées benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 1. *Cocconeioideae* (*Achnanthales, Achnanthaceae*). 3. *Fragilarioideae* (*Fragilariales, Fragilariaceae*) // Natur. Can. 1984. Vol. 111. P. 45—61, 349—367.

Poulin M., Cardinal A. Sea ice diatoms from Manitounuk Sound, southeastern Hudson Bay (Quebec, Canada). I. Family *Naviculaceae* // Can. J. Bot. 1982a. Vol. 60. P. 1263—1278.

Poulin M., Cardinal A. Sea ice diatoms from Manitounuk Sound, southeastern Hudson Bay (Quebec, Canada). II. *Naviculaceae*, genus *Navicula* // Can. J. Bot. 1982b. Vol. 60. P. 2825—2845.

Poulin M., Cardinal A. Sea ice diatoms from Manitounuk Sound, southeastern Hudson Bay (Quebec, Canada). III. *Cymbellaceae, Entomoneidaceae, Gomphonemataceae*, and *Nitzschiaceae* // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61. P. 107—118.

Saito K. Regional distribution of phytoplankton in the Chukchi Sea and northern part of the Bering Sea in summer, 1972. Thesis. Hokkaido, 1974. 52 p.

Saito K., Taniguchi A. Phytoplankton communities in the Bering Sea and adjacent areas. II. Spring and summer communities in seasonally ice-covered areas // Astarte. 1978. Vol. 11. N 1. P. 27—35.

Komarov Botanical Institute
Russian Academy of Sciences
St. Petersburg

Received 19 1 1996

РЕЗЮМЕ

В августе 1991 г. в Чукотском море и в заливе Лаврентия (северная часть Берингова моря) было отобрано 7 проб фитопланктона и ледовых водорослей. Список найденных таксонов включает в себя 148 видов диатомовых, 15 динофлагеллят, 2 вида золотистых, 1 вид зеленых водорослей и 1 вид с неясным таксономическим положением, среди них 12 пресноводных и пресноводно-солоноватоводных видов. Обсуждается сезонная приуроченность планктонных и ледовых водорослей в Чукотском море, определено сезонное состояние фитопланктона на каждой станции. В целом, согласно данным по видовому составу и доминирующим видам, подтверждается ранее установленная закономерность сезонных явлений в Чукотском море: сезонное развитие фитопланктона в северных и западных районах моря запаздывает по сравнению с таковым в его южных и восточных частях. Предполагается, что сезонное развитие связано с тихоокеанским течением и ледовым режимом.

УДК 581.331.2 : 582.632.2 : 551.782.1(476) Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 5

© Т. Б. Рылова

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ РОДА *FAGUS* (*FAGACEAE*) ИЗ НИЖНЕМИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ БЕЛОРУССИИ

T. B. RYLOVA. MORPHOLOGY OF THE GENUS *FAGUS* (*FAGACEAE*) POLLEN FROM THE LOWER MIOCENE DEPOSITS OF BYELORUSSIA

На основании данных световой и электронной микроскопии приведено описание 5 видов рода *Fagus* из нижнемиоценовых отложений Белоруссии.

Палинологические исследования нижнемиоценовых бурых углей на территории Белоруссии свидетельствуют о значительном разнообразии существовавшей в то время флоры. Для нижнего миоцена характерно господство покрытосеменных растений, систематический состав которых чрезвычайно разнообразен. В спорово-пыльцевых спектрах очень высоко содержание пыльцы *Ericaceae*, *Poaceae*, *Cyrillaceaepollenites exactus* (R. Potonié) R. Potonié, *Rosaceae*. Часто встречаются пыльцевые зерна *Quercus*, *Castanea*, *Fagus*, *Araliaceae*, *Cornaceae*, *Ulmus*, *Arceuthobium*, *Itea*, *Ilex*, *Nyssa*, *Betula*, *Alnus*, реже — *Celtis*, *Myrica*, *Engelhardia*, *Platycarya*, *Oleaceae*, *Symplocos*, *Liquidambar*, единично — *Magnolia*, *Myrtaceae*, *Sterculiaceae*, *Rutaceae*, *Sapotaceae* и др. Характерна пыльца *Arecaceae*, в том числе *Monocolpopollenites parareolatus* Krutzsch, *M. tranquillus* (R. Potonié) Thomson et Pflug, *Miricipites microcaryophaeus* (R. Potonié) Slodkowska, *Trocilpopollenites liblarensis* (Thomson) Thomson et Pflug, *Tricolporopollenites cingulum* subsp. *oviformis* (R. Potonié) Pflug et Thomson, *T. cingulum* subsp. *pusillum* (R. Potonié) Pflug et Thomson, *Quercoidites henricii* (R. Potonié) R. Potonié, Thomson et Thierg. и др. Хвойные представлены пыльцой *Pinus*, реже — *Taxodiaceae* (*Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Sequoia*, *Cryptomeria* и др.), *Cupressaceae*, *Taxaceae*, *Podocarpus*, единично встречена пыльца *Tsuga*, *Picea*, *Keteleeria*, *Abies*, *Cedrus*. В составе пыльцы покрытосеменных древесных пород существенную роль играет пыльца сем. *Fagaceae*.

Задача данной работы — исследование ископаемой пыльцы рода *Fagus* из раннемиоценовых отложений Белоруссии. Возраст этих отложений, прежде относимых к среднему миоцену (Рылова, 1988), установлен на основании данных нового опорного бурения 1993 г. В результате проведенных палинологических исследований выявлена непосредственная связь данного комплекса, коррелирующего с фазой *Monocolpopollenites parareolatus* в Польше (Ziembińska-Tworzydło, Ważyńska, 1981), с позднеолигоценовым через пограничный между ними комплекс, отражающий похолодание на рубеже олигоцена—миоцена, соответствующий, по нашему мнению, фазе *Alnipollenites verus* в Польше.

Материал и методика

Изучено около 100 ископаемых пыльцевых зерен рода *Fagus* из нижнемиоценовых буроугольных отложений (28 образцов), вскрытых скв. 13 у д. Смолярка Березовского р-на Брестской обл. Исследования проводили с применением светового микроскопа Ergôval (СМ) при увеличении ×400, ×1000 и микрофотонасадки, а также сканирующего электронного микроскопа JSM-35C (СЭМ). Ископаемые пыльцевые зерна сравнивали с пыльцой 10 современных видов *Fagus*, имеющихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и также изученных нами в СМ и СЭМ. Для исследования в СМ каждое пыльцевое зерно извлекали из смеси пыльцевых зерен в глицерине и помещали на отдельное предметное стекло в каплю глицерина под покровное стекло. После необходимых измерений и фотографирования в СМ покровное стекло снимали, пыльцевое зерно извлекали из глицерина, отмывали и высушивали спиртом, а затем помещали на кусочек двусторонней клейкой ленты, приклеенный к столику и предварительно напыленный золотом на установке JFC. Далее столик с объектом вновь напыляли золотом и производили фотосъемку в СЭМ. Таким образом, на табл. I, II представлены фотографии пыльцевого зерна, указанного в качестве голотипа, сделанные с помощью СМ и СЭМ.

Результаты и их обсуждение

Пыльца *Fagus* встречалась постоянно во всех 28 проанализированных образцах, хотя количество ее было невелико — около 5—8 экз. среди 300—350 пыльцевых зерен древесных и травянистых растений, подсчитанных в препарате.

При изучении морфологических особенностей строения пыльцевых зерен представителей различных видов *Fagus* обнаружено, что они различаются по целому ряду признаков — форме, очертанию, размеру, длине борозд, форме оры и ее размерам, глубине погружения оры, по толщине экзины и соотношению толщины тектума и столбикового слоя, поведению экзины у края выходного отверстия (в области оры), а также ультраструктурой поверхности экзины. Последний признак является одним из наиболее важных, но его удается рассмотреть только в ходе исследований с применением СЭМ.

В результате выявлено несколько ископаемых видов *Fagus*, которые, вероятнее всего, являются вымершими, так как имеют существенные отличия, не позволяющие идентифицировать их с каким-либо современным видом (Куприянова, 1965, 1972; Hanks, Fairbrothers, 1976; Praglowski, 1982; Benthem et al., 1984; Gortemaker, 1986, и др.).

Описание ископаемой пыльцы рода *Fagus*

Fagus cf. *tenella* Pan.

(табл. I, *1*, *2*, *10*, *11*)

Fagus cf. *tenella* Pan.: Ананова, 1974 : 159, табл. XXV, *5*, *6*.

Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, сфероидальные или эллипсоидальные, в очертании с полюса округлые, с экватора широкоэллиптические. Полярная ось 34.0—35.0 мкм, экваториальный диаметр 32.0—33.0 мкм. Борозды длинные, узкие, щелевидные, заостренные на концах. Оры округлые или слегка овальные, диаметр оры с ободком 6.5—7×8 мкм, превышает ширину борозды в 5—7 раз. Глубина погружения оры 5.5—6.0 мкм, диаметр апокольпиум 11—15 мкм в диам., мезокольпиум 19—20 мкм шир. Экзина 1.3—1.4 мкм толщ. Тектум толще столбикового слоя либо равен ему. Экзина у края выходного отверстия слабо приподнимается и заворачивает внутрь. Экзина орнаментирована палочковидными элементами почти

равной толщины. Отдельные элементы сливаются друг с другом, переплетены в различных направлениях и образуют группы, между которыми имеются мелкие угловатые углубления.

Изученные формы имеют несомненное сходство с *Fagus* cf. *tenella* Pan., описанным Е. Н. Анановой (1974) из миоцена Окско-Донской равнины, по размерам пыльцевых зерен, длине и ширине борозд, а также по величине ор. Эти формы отличаются от *F.* cf. *tenella* лишь несколько большей толщиной экзины. По совокупности выявленных морфологических признаков этот вид не может быть сближен с каким-либо современным видом *Fagus*.

Местонахождение. Скв. 13, д. Смолярка Брестской обл., Белоруссия, глубина 78.9 м, бурый уголь, нижний миоцен (табл. I, *1*, *2*, *10*, *11*).

Материал. 6 пыльцевых зерен в полярной и экваториальной проекциях.

Fagus cf. *miocenica* Anan.

(табл. I, *3*, *12*, *13*)

Fagus miocenica Anan.: Ананова, 1974 : 159, табл. XXV, *1*—*4*.

Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, сфероидальные или эллиптические, в очертании с полюса округло-слаботрехлопастные, с экватора широкоэллиптические. Полярная ось 32—35 мкм, экваториальный диаметр 30—31 мкм. Борозды длинные, узкие, заостренные на концах. Оры овальные, вытянутые в полярном направлении, диаметр оры с ободком 5—7×9—10 мкм, превышает ширину борозды в 2—3 раза. Глубина погружения оры 5.0—5.5 мкм. Апокольпиум 9—10 мкм в диам., мезокольпиум 18—19 мкм шир. Экзина около 1.5 мкм толщ. Тектум толще, чем столбиковый слой. Экзина у края выходного отверстия несколько приподнимается и заворачивает внутрь. В основе скульптуры экзины палочковидные элементы, сгруппированные по нескольку вместе в виде пальчатосросшихся конгломератов, отдельные элементы которых слиты вместе по всей длине.

По основным морфологическим признакам ископаемая пыльца не может быть сближена с каким-либо из современных видов, хотя орнаментация экзины имеет сходство с таковой у *F. longipetiolata* Seem. (табл. II, *9*). С ископаемым видом *F. miocenica* Anan. (Ананова, 1974) имеется сходство по форме пыльцевого зерна, диаметру апокольпиума, размеру оры и толщине экзины. Однако из-за явно меньших размеров пыльцевых зерен встреченного нами вида невозможно полностью отождествить его с *F. miocenica*.

Местонахождение. Скв. 13, д. Смолярка Брестской обл., Белоруссия, глубина 74.1 м, бурый уголь, нижний миоцен (табл. I, *3*, *12*, *13*).

Материал. 3 пыльцевых зерна в полярной и экваториальной проекциях.

Fagus kuprianoviae Rylova sp. nov.

(табл. I, *4*, *5*; II, *1*, *2*)

Название вида дано в честь известного ученого-палинолога Л. А. Куприяновой.

Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, сфероидальные, в очертании с полюса округло-слаботрехлопастные, с экватора округлые или широкоэллиптические. Полярная ось 28.0—32.0 мкм, экваториальный диаметр 30.0—32.0 мкм. Борозды сравнительно короткие, щелевидные, заостренные на концах, оры округлые, диаметр оры с ободком 5—8×6—10 мкм, превышает ширину борозды в 5—6 раз. Глубина погружения оры 4.0—5.0 мкм. Апокольпиум 13.0—17.0 мкм в диам., мезокольпиум 17.0—19.0 мкм шир. Экзина 1.5—1.7 мкм толщ. Толщина столбикового слоя больше толщины тектума или равна ей. Экзина у края выходного отверстия заворачивает внутрь. Экзина орнаментнрована палочковидными элементами, прямыми или изогнутыми под углом и переплетенными. Свободные концы элементов несколько заужены

или просто закруглены. Нередко отмечаются элементы с длинными тонкооттянутыми концами.

Голотип: препарат 3229/102, скв. 13, д. Смолярка Брестской обл., Белоруссия, глубина 74.1 м, бурый уголь, нижний миоцен (табл. I, *4*).

По характеру скульптуры поверхности наибольшее сходство наблюдается с *F. orientalis* Lipsky (табл. II, *7*). По размерам пыльцевых зерен и округлой форме ор изученные экземпляры имеют сходство с *F. japoniciformis* Anan., описанным Анановой (1974) из миоцена Русской равнины, однако отличаются от последних более толстой экзиной, более длинными бороздами и более крупными орами. Кроме того, экзина в области апертуры в отличие от таковой у *F. japoniciformis* не приподнимается.

Материал. 15 пыльцевых зерен в полярной и экваториальной проекциях.

Fagus coalita Rylova sp. nov.

(табл. I, *6*, *7*; II, *3*, *4*)

Название вида — от лат. coalitus (слившийся).

Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, сфероидальные или эллипсоидальные, в очертании с полюса округлые, с экватора широкоэллиптические. Полярная ось 34.0—37.0 мкм, экваториальный диаметр 30.0—35.0 мкм. Борозды длинные, узкие, щелевидные, заостренные на концах. Оры крупные, округлые или овальные, вытянутые в полярном направлении, диаметр оры с ободком 5—9×7—11 мкм, превышает ширину борозды в 4—6 раз. Глубина погружения оры 4.5—5.0 мкм. Апокольпиум 10—12 мкм в диам., мезокольпиум 18—23 мкм шир. Экзина около 1.8 мкм толщ. Тектум толще, чем столбиковый слой. Экзина у края выходного отверстия не приподнимается и не загибается внутрь. Экзина орнаментирована палочковидными элементами, слитыми почти по всей длине. Над поверхностью выступают свободные концы некоторых элементов, направленные в разные стороны. Между элементами отмечаются углубления неправильной формы.

Голотип: препарат 3232/105, скв. 13, д. Смолярка Брестской обл., Белоруссия, глубина 74.4 м, бурый уголь, нижний миоцен (табл. I, *6*).

Описанные формы имеют некоторое сходство с современным видом *F. americana* Sweet по очертанию пыльцевых зерен, крупному размеру ор, органиментации экзины (табл. II, *8*), хотя сильно отличаются от них более мелкими размерами, более длинными бороздами и др.

По размерам пыльцевых зерен, диаметру оры и длине борозд данный вид сходен с *Fagus* cf. *tenella* Pan., описанным выше, однако отличается от него значительно большей толщиной экзины и меньшей глубиной погружения оры. Кроме того, экзина в области оры не приподнимается и не загибается внутрь, как это наблюдается у *F.* cf. *tenella*. Скульптура поверхности рассматриваемых видов, по данным изучения в СЭМ, различается значительно.

Материал. 10 пыльцевых зерен в полярной и экваториальной проекциях.

Fagus sp. A

(табл. I, *8*, *9*; II, *5*, *6*)

Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, сфероидальные, в очертании с полюса округло-трехлопастные, с экватора широкоэллиптические. Полярная ось 30 мкм, экваториальный диаметр 29 мкм. Борозды длинные, узкие, притупленные на концах. Оры округлые, диаметр оры с ободком 5.5—6.0 мкм. Глубина погружения оры 5.5—6.0 мкм. Апокольпиум 9 мкм в диам., мезокольпиум 19 мкм шир. Экзина около 2 мкм толщ. Тектум толще, чем столбиковый слой. Экзина у края выходного отверстия круто приподнимается вверх. Экзина орнаментирована прямыми или

угловатыми элементами, которые часто имеют V-образную форму, ориентированы в различных направлениях и иногда переплетены друг с другом. Свободные концы элементов имеют различные очертания.

Данный вид несколько сходен с *F. sinensis* Oliver по мелким размерам, большой глубине погружения оры, сильной приподнятости экзины вверх в области оры, хотя по другим признакам сравниваемые формы заметно различаются. Идентифицировать описанные пыльцевые зерна с пыльцой каких-либо ископаемых видов не удалось, хотя можно отметить сходство орнаментации экзины с таковой у *F. kuprianoviae*. Однако из-за большей длины борозд, большей толщины экзины, резкого поднятия экзины вверх у края оры и некоторых других отличий отождествить эти виды нельзя.

Местонахождение. Скв. 13, д. Смолярка Брестской обл., Белоруссия, глубина 74.1 м, бурый уголь, нижний миоцен (табл. I, *8*, *9*; II, *5*, *6*).

Материал. 3 пыльцевых зерна в полярной и экваториальной проекциях.

В настоящее время представители рода *Fagus* отсутствуют в составе естественной флоры Белоруссии, но изредка культивируются в садах и парках.

Известны отпечатки листьев рода *Fagus* (*Fagus* sp.) из неогеновых отложений Подлясско-Брестской впадины на юго-западе Белоруссии, определенные И. В. Васильевым (1960). Другие ископаемые остатки этого рода на территории Белоруссии неизвестны. Однако пыльца рода *Fagus* обнаружена в отложениях позднего кайнозоя (поздний олигоцен—голоцен) (Маныкин, 1966; Махнач, 1971; Бурлак, 1977; Рылова, 1980, и др.).

С. С. Маныкиным (1966) по результатам изучения в световом микроскопе описаны 2 вида этого рода из отложений верхнего олигоцена—среднего плиоцена — *Fagus* aff. *sylvatica* L. и *F.* cf. *japonica* Maxim. Сравнить встреченные нами формы с указанными видами было трудно из-за некоторой схематичности их описания и ограниченности иллюстративного материала. Но все же виды, обнаруженные в разрезе д. Смолярка, отличаются от *F.* aff. *sylvatica* значительно более мелкими размерами, более тонкой экзиной и по некоторым другим признакам, которые не позволяют отнести их к данному виду. При сравнении выявленных в разрезе «Смолярка» видов с *F.* cf. *japonica* выявлено, что наличие у *F.* cf. *japonica* коротких борозд и толстой экзины, а также отсутствие сведений о размере и форме оры, глубине погружения оры, диаметре апокольпиума, ширине мезокольпиума и др. не дают оснований для сближения с ним какого-либо из встреченных нами видов.

Для неогеновых отложений юга Русской равнины известны 3 вида *Fagus*, описанных Анановой (1974), — *F. miocenica* Anan., *F.* cf. *tenella* и *F. japoniciformis* Anan.

Встреченный нами *F. kuprianoviae*, как уже отмечалось, имеет сходство с *F. japoniciformis*, однако сравниваемые виды не могут быть отождествлены из-за существенных различий по целому ряду параметров, указанных при их описании.

Найденный нами *Fagus* cf. *tenella* Pan. сходен с *Fagus tenella* из верхнемиоценовых отложений Западно-Сибирской низменности, описанным Л. А. Пановой (Панова, Бойцова, 1966), своей сравнительно тонкой экзиной, однако отличается от него заметно меньшими размерами. В то же время он обладает комплексом признаков, позволяющих идентифицировать его с видом, описанным Анановой (1974) как *Fagus* cf. *tenella* Pan.

Отождествить описанные нами *F. coalita* и *Fagus* sp. A с каким-либо ископаемым видом *Fagus* не удалось.

Представленный материал является первой попыткой изучения с помощью СМ и СЭМ ископаемой пыльцы рода *Fagus* на территории Белоруссии.

Автор выражает искреннюю признательность и благодарность Д. Б. Архангельскому, В. Ф. Тарасевич и Т. Д. Суровой за ценные замечания при обсуждении полученных результатов.

Выполненные исследования осуществлены при финансовой поддержке Международного научного фонда (грант N MWL 000).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананова Е. Н. Пыльца в неогеновых отложениях юга Русской равиины. Л., 1974. 196 с.

Бурлак А. Ф. Результаты палинологических исследований миоценовых отложений Белоруссии // Пограничные горизоиты между неогеном и антропогеиом. Минск, 1977. С. 164—181.

Васильев И. В. Отпечатки растений из иеогеновых отложений Белоруссии // ДАН СССР. 1960. Т. 132. Вып. 1. С. 175—177.

Куприянова Л. А. Палинология сережкоцветных. М.—Л., 1965. 215 с.

Куприянова Л. А. Сем. *Fagaceae* // Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л., 1972. Т. 1. С. 139—142.

Махнач Н. А. Этапы развития флоры и растительиости Белоруссии в антропогене. Миись, 1971. 210 с.

Маныкин С. С. Пыльца верхнеолигоценовых и неогеновых отложений Белоруссии и ее стратиграфическое зиачение // Палеонтология и стратиграфия БССР. Минск, 1966. Сб. 5. С. 144—297.

Панова Л. А., Бойцова Е. П. Семейство *Fagaceae* // Палеопалииология. Л., 1966. Т. 1. С. 262—280.

Рылова Т. Б. Палинологическая характеристика неогеиовых отложеиий Белорусского Понеманья. Минск, 1980. 215 с.

Рылова Т. Б. Новые даиные к палинологической характеристике средиемиоцеиовых отложенйй Белоруссии // ДАН БССР. 1988. Т. 32. Вып. 9. С. 846—849.

Benthem F. van, Clarke G. C. S., Punt W. The northwest european pollen flora. 33. *Fagaceae* // Rev. Palaeobot. Palynol. Vol. 42. 1984. P. 87—110.

Gortemaker R. E. A method to identity pollen of some recent and fossil species of *Fagus* L. (*Fagaceae*) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1986. Vol. 47. N 3/4. P. 263—292.

Hanks S. L., Fairbrothers D. E. Palynotaxonomic investigations of *Fagus* L. and *Nothofagus*. Bl.: light microscopy, scanning electron microscopy, and computer analysis // Botanical Systematics. London—N. Y.—San Francisko, 1976. P. 1—141.

Praglowski J. Angiospermae. *Fagaceae* L. *Fagoidae* // World pollen and spore. Flora. Stockholm, 1982. Vol. 11. P. 1—30.

Ziembińska-Tworzydło M., Ważyńska H. A palynological subdivision of the Neogene in western Poland // Bull. de l'Acad. Pol. d. Sc. de la terre. 1981. Vol. 29. N 1. P. 29—43.

Иистиут геологических иаук
АН Белоруссии
Минск

Получено 24 VI 1993

SUMMARY

The description of five species of the genus *Fagus* from the Lower Miocene deposits of Belarus is given on the basis of the light and electron microscopical analysis.

УДК 581.43 : 582.542.1

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 5

© **К. Н. Демченко, Н. П. Демченко**

ИНИЦИАЦИЯ БОКОВОГО КОРНЯ У ПРОРОСТКОВ *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*)

K. N. DEMCHENKO, N. P. DEMCHENKO. LATERAL ROOT INITIATION IN SEEDLINGS OF *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*)

Изучены инициация и первые этапы развития бокового корня у проростков *Triticum aestivum* методами световой микроскопии. Определена связь между положением клетки в последнем митотическом цикле в зоне деления и ее способностью к возобновлению пролиферации в ходе дальнейшего развития. Последнее начинается с перехода клеток к синтезу ДНК. Вероятнее всего, только те клетки, которые в меристеме закончили прохождение митотического цикла в G_1-фазе, способны в дальнейшем возобновить его и

участвовать в инициации бокового корня. Определены локализация и направление первых делений клеток различных тканей в ходе инициации бокового корня.

В литературе имеется ряд работ, в которых на корнях разных видов растений изучались инициация и последующее развитие бокового корня (см. обзор: Charlton, 1991). Установлено, что у разных видов боковой корень формируется клетками перицикла на разном удалении от кончика корня и в определенных участках по отношению к проводящей системе. В зависимости от того, возникает ли боковой корень в меристеме или за ее пределами, различаются направления первых делений и состав тканей, участвующих в инициации бокового корня (Karas, McCully, 1973; Seago, 1973; Данилова, Сердюк, 1982; Blakely et al., 1982). Для корней *Lycopersicon esculentum* Mill в культуре разработана модель инициации примордия бокового корня (Barlow, Adam, 1988). Согласно этой модели, инициация бокового корня определяется последовательностью делений потенциально примордиальных клеток и расположением проводящей системы родительского корня. В корнях *Allium cepa* L., *Pisum sativum* L. и *Daucus carota* L. обнаружена связь между локализацией будущего примордия бокового корня и способностью клеток перицикла к делению в ходе развития (Lloret et al., 1989). В корнях *Allium cepa* и *Pisum sativum* только клетки перицикла, расположенные напротив полюсов ксилемы, после кратковременного прекращения деления на некотором удалении от апекса вновь начинают делиться, что приводит к уменьшению их длины и затем к инициации примордия бокового корня. В корнях *Daucus carota* инициация бокового корня происходит в клетках перицикла, расположенных напротив флоэмных полюсов. Именно эти клетки перицикла сохраняют способность к делению дольше, чем клетки перицикла, расположенные напротив ксилемных полюсов. В корнях *Triticum aestivum* L. боковой корень формируется на значительном удалении от кончика корня, также напротив флоэмных полюсов. Однако клетки перицикла в корне *T. aestivum*, расположенные напротив флоэмных полюсов, теряют способность к делению ближе к кончику корня по сравнению с клетками перицикла, расположенными напротив ксилемных полюсов (Демченко, 1990). До сих пор не ясно, возобновляют ли клетки перицикла пролиферативную активность при формировании бокового корня за пределами меристемы или только некоторые из них сохраняют ее до момента инициации бокового корня. Не ясно также, зависит ли способность клеток к возобновлению пролиферации в ходе дальнейшего развития от фазы митотического цикла при завершении ими пролиферации в зоне деления. Так, в корнях *Allium cepa* (Corsi, Avanzi, 1970) большинство клеток перицикла выходит из митотического цикла в G_1-фазе (с 2С ДНК), а в корнях *Raphanus sativus* L. (Blakely, Evans, 1979) и *Triticum aestivum* (Демченко, 1987) — в G_2-фазе (с 4С ДНК). Анализ содержания ДНК в клетках перицикла корней *T. aestivum*, расположенных напротив флоэмных полюсов, показал, что около 70 % клеток выходят из митотического цикла в G_2-фазе, остальные — в G_1-фазе (Демченко, 1990). В клетках же перицикла, расположенных напротив ксилемных полюсов, около 90 % клеток выходит из цикла в G_1-фазе, остальные — в G_2-фазе.

Целью настоящей работы явилось изучение возобновления пролиферации клеток в ходе инициации бокового корня, а также особенностей пролиферации и роста клеток бокового корня на начальных этапах его развития.

Материал и методика

Зерновки озимой пшеницы *Triticum aestivum* L. var. *lutescens* сорта Безостая-1 выращивали в темноте при 25 °С на влажной фильтровальной бумаге. Часть главных корней 6-дневных проростков инкубировали 5 ч в растворе ^{3}Н-тимидина (концентрация 37 кБк/мл, уд. акт. 1886 ГБк/ммоль), затем промывали и фиксировали. Подробное описание использованного метода авторадиографии опубликовано ранее

(Демченко, 1981). Другую часть проростков фиксировали сразу. Сегменты корней заключали в парафин. Готовили постоянные препараты по общепринятой методике. Исследовали 20 главных корней и не менее 5 примордиев боковых корней на каждой стадии развития.

Результаты и их обсуждение

Анализ серий продольных срезов 20 корней показал, что наиболее удаленные митозы в клетках перицикла и эндодермы наблюдались на расстоянии 1.5 мм от кончика корня. Далее от кончика корня заметно уменьшалась и доля меченных ^{3}Н-тимидином (синтезирующих ДНК) клеток. Наиболее удаленные меченые клетки наблюдали на расстоянии 3.0 мм от кончика корня. На протяжении последующего участка (длиной 4.5 мм) во всех тканях корня не встречались фигуры деления и меченые клетки. Использованная нами длительность инкубации с ^{3}Н-тимидином не позволила точно определить участок, в котором клетки заканчивали синтез ДНК, так как за 5 ч меченые клетки оказывались уже в участке, в котором синтез ДНК не происходил. На удалении 7.5—8.5 мм от кончика корня появлялось большое число меченых клеток в эндодерме, перицикле и стелярной паренхиме (см. таблицу-вклейку, *1*). Следовательно, клетки этих тканей вновь приобрели способность синтезировать ДНК. Только на удалении 15 мм от кончика корня в этих тканях появлялись делящиеся клетки. Мы не определяли, в какой из перечисленных выше тканей синтез ДНК начинался раньше. Возможно, возобновление синтеза ДНК в ядрах клеток этих тканей происходило одновременно.

L. Blakely с соавт. (1982), изучая заложение боковых корней у *Raphanus sativus* (у которого боковые корни возникают, так же как у *Triticum aestivum*, за зоной растяжения), пришли к выводу, что некоторые клетки перицикла сохраняли пролиферативную активность после выхода из меристемы на всем протяжении зоны растяжения; именно эти клетки и формировали боковой корень. По данным, полученным в нашей работе, существование участка, в котором нет меченых и делящихся клеток, а также участков, в которых появлялось большое число меченых и делящихся клеток, свидетельствует о возобновлении пролиферативной активности клеток эндодермы, перицикла и стелярной паренхимы в ходе их развития. Возобновление пролиферативной активности связано с процессами инициации акропетальной серии боковых корней. Наличие участка протяженностью 7—8 мм, в котором наблюдались меченые клетки и отсутствовали делящиеся, свидетельствует о том, что клетки возобновляли пролиферативную активность с синтеза ДНК. Вероятнее всего, только клетки, прекратившие прохождение митотического цикла в G_1-фазе в меристеме, способны в дальнейшем возобновить его и участвовать в инициации бокового корня.

Заложение бокового корня у *Triticum aestivum* происходит между двумя соседними ксилемными группами, расположенными напротив протофлоэмы. При инициации бокового корня в процесс деления вовлекаются клетки перицикла, расположенные между двумя протоксилемными элементами. Первые деления клеток перицикла (см. таблицу, *2*), связанные с инициацией бокового корня, являются антиклинальными, поперечными (по отношению к продольной оси корня). Эти деления часто оказываются неравными. Деления клеток в стелярной паренхиме также были антиклинальными. Они встречались не только в том сегменте центрального цилиндра, в котором будет формироваться боковой корень, но и в соседних. После 2—3 антиклинальных делений всех клеток перицикла, расположенных в секторе закладки бокового корня, клетки начинают расти в поперечном по отношению к оси корня направлении. Только после этого роста наблюдались периклинальные деления клеток. Клетки эндодермы формируют влагалище — кармашек (Tasche), окружающий примордий.

Ядра клеток примордиев на самых ранних этапах развития были мечеными (см. таблицу, *3*), а на более поздних (3-слойный и более) меченых клеток в примордии не обнаружено (см. таблицу, *4*). В отдельных клетках коры, расположенных напротив

такого хорошо развитого примордия, были видны меченые ядра и иногда митотические фигуры. Возобновление включения ^{3}H-тимидина в клетки бокового корня наблюдалось лишь после выхода его на поверхность. Подобный характер включения ^{3}H-тимидина в клетки наблюдался в ходе развития примордия боковых корней *Vicia faba* L. (MacLeod, Davidson, 1968). Включение ^{3}H-тимидина в ядра клеток наблюдалось только у небольших примордиев, содержащих менее 1500 клеток. Такие примордии имели низкий индекс меченых клеток через 4—10 ч после начала инкубации проростков с ^{3}H-тимидином. При фиксации корней в более поздние сроки индекс меченых клеток увеличивался. Примордии, содержащие более 1500 клеток, не включали в состав ядер экзогенный ^{3}H-тимидин. Клетки этих примордиев были мечеными при обработке экзогенным ^{3}H-тимидином только после удаления окружающих тканей (MacLeod, 1971, 1972). Причины такого характера включения ^{3}H-тимидина в клетки в ходе развития примордия боковых корней остаются неясными до сих пор (MacLeod, McLachlan, 1975).

Авторы благодарят проф. Данилову Марию Федоровну за содействие в проведении работы и ценные замечания при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилова М. Ф., Сердюк Е. М. Закладка боковых корней у *Hordeum vulgare* (*Poaceae*) (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 140—145.

Демченко Н. П. Цитофотометрическое и авторадиографическое изучение распределения по периодам митотического цикла клеток первичной коры корня пшеницы. I. Зона деления клеток // Цитология. 1981. Т. 23. № 11. С. 1247—1255.

Демченко Н. П. Изменения структуры популяции клеток эпидермиса, эндодермы и перицикла в ходе их развития в корне пшеницы // Цитология. 1987. Т. 29. № 2. С. 174—181.

Демченко Н. П. Зависимость последовательности ингибирования переходов клеток перицикла и ксилемы к синтезу ДНК и делению от их локализации в корне пшеницы // Цитология. 1990. Т. 32. № 3. С. 209—219.

Barlow P. W., Adam J. S. The position and growth of lateral roots on cultured root axes of tomato, *Lycopersicon esculentum* (*Solanaceae*) // Plant Syst. Evol. 1988. Vol. 158. P. 141—154.

Blakely L. M., Durham M., Evans T. A., Blakely R. M. Experimental studies on lateral root formation in radish seedling roots. 1. General methods, developmental stages, and spontaneous formation of laterals // Bot. Gaz. 1982. Vol. 143. N 3. P. 341—352.

Blakely L. M., Evans T. A. Cell dynamics studies on the pericycle of radish seedling root // Plant Sci. Let. 1979. Vol. 14. N 1. P. 79—83.

Charlton W. A. Lateral root development // Plant roots: the hidden half / Ed. by Y. Waisel, A. Eshel, U. Kafkafi. N. Y.—Basel—Hong Kong, 1991. P. 103—128.

Corsi G., Avanzi S. Cytochemical analysis on cellular differentiation in the root tip of *Allium cepa* // Caryologia. 1970. Vol. 23. N 3. P. 381—394.

Karas I., McCully M. E. Further studies of the histology of lateral root development in *Zea mays* // Protoplasma. 1973. Vol. 77. P. 243—269.

Lloret P. G., Casero P. J., Pulgarin A., Navascues J. The behaviour of two cell populations in the pericycle of *Allium cepa*, *Pisum sativum* and *Daucus carota* during early lateral root development // Ann. Bot. 1989. Vol. 63. N 4. P. 465—475.

MacLeod R. D. Thymidine kinase and thymidylate synthetase in meristem of roots of *Vicia faba* // Protoplasma. 1971. Vol. 73. P. 337—348.

MacLeod R. D. Lateral root formation in *Vicia faba* L. 1. The development of large primordia // Chromosoma. 1972. Vol. 39. N 3. P. 341—450.

MacLeod R. D., Davidson D. Delayed incorporation of ^{3}H-thymidine by primordial cells // Chromosoma. 1968. Vol. 24. N 1. P. 1—9.

MacLeod R. D., McLachlan S. M. Tritiated-thymidine labelled nuclei in primordia and newly-emerged lateral roots of *Vicia faba* L. // Ann. Bot. 1975. Vol. 39. N 161. P. 535—545.

Seago J. S. Developmental anatomy in roots of *Ipomoea purpurea*. 2. Initiation and development of secondary roots // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60. N 7. P. 607—618.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 XII 1995

SUMMARY

Lateral root initiation and root development were studied in *Triticum aestivum* (*Poaceae*) using light microscope. Correlation between the cell position in the last mitotic cycle and its ability to resume proliferation during lateral root initiation was determined. The cells resume their proliferative activity with DNA synthesis. Most likely, only the cells in the meristem which have completed their mitotic cycle in G_1-phase are later capable to resume the cycle and to participate in the initiation of the lateral root. The position and orientation of the first cell divisions in various plant tissues, that take part in the initiation of lateral roots were indicated. Lateral root organization at the different stages of development was traced.

УДК 581.143.6 Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 5

© В. М. Пахомова, Н. В. Кольцова, И. А. Чернов

К ВОПРОСУ О СУЩЕСТВОВАНИИ РЕГУЛЯТОРА ВЕТВЛЕНИЯ ПРОРОСТКОВ ГОРОХА В КУЛЬТУРЕ IN VITRO

V. M. PAKHOMOVA, N. V. KOLTSOVA, I. A. CHERNOV. PROBLEM ON THE EXISTENCE OF REGULATOR OF PEA SEEDLINGS BRANCHING IN VITRO

Изучали рост проростков гороха в условиях культуры in vitro. У части проростков обнаружено ветвление побега. Установлено, что это явление обусловлено влиянием термостабильного биологически активного фактора(ов), выделяемого проростком в среду культивирования и выступающего в качестве регулятора процессов клеточного деления и дифференциации.

Выполнено значительное количество исследований по выращиванию зрелых зародышей в условиях культуры in vitro. Бóльшая часть исследований подчинена решению прикладных задач (получению взрослых растений из абортивных зародышей, невсхожих в обычных условиях семян, полученных в результате отдаленной гибридизации).

Выращивание зрелых зародышей в контролируемых условиях имеет и большое теоретическое значение. С помощью метода эмбриокультуры в условиях in vitro продолжается разработка такой фундаментальной проблемы, как изменение формообразования растений.

Давно установлено, что часть культивируемых зародышей in vitro по внешней морфологии отклоняется от нормальных. Наблюдаются сильное вытягивание некоторых органов, изменение их толщины и т. п. Кроме того, имеют место различные аномалии в развитии (недоразвитие корешков или побега, неправильное расположение первого листа и др.). Отмечаются нарушения тропизма (Ивановская, 1946; Здруйковская-Рихтер, 1974).

Однако исследователи до сих пор не имеют четких представлений о причинах, механизмах и индукторах происхождения in vitro этих новых форм. По всей вероятности, одной из главных причин этого феномена является физиологический стресс, связанный с травматическим шоком и необычными условиями существования. Необычные условия существования — это переход на новый режим питания, изменение газового состава атмосферы выращивания, нарушение гормонального баланса и др. (Калинин и др., 1980; Иванова, 1994). Последнее, согласно нашим представлениям, может приводить к значительным физиолого-биохимическим изменениям клеток и тканей.

В связи с этим цель настоящей работы — исследование причин и возможных индукторов происхождения новых форм растений in vitro.

Материал и методика

Объектом изучения являлись проростки и изолированные зародыши (осевая часть) гороха *Pisum sativum* L. сорта «Казанский-38». Семена замачивали в дистиллированной воде в течение 8 ч при 26 °С в темноте (в термостате), затем переносили на 1 сут в кювету между двумя листами влажной фильтровальной бумаги. После проклевывания корешка семена раскладывали на перфорироваиную пластинку, помещенную в кювету. Кювету заполняли дистиллированной водой или питательной средой Уайта (pH 6.0). Высаживали 500 семян. В некоторых опытах семена предварительно стерилизовали. Процедура стерилизации семян заключается в следующем: семена гороха, сложенные в небольшой марлевый мешочек, погружали на 5 мин в 0.1 %-й раствор сулемы и трижды промывали в большом объеме стерильной воды. Проростки выращивали на свету (освещенность 3000 лк) и в темноте при 26 °С. Простерилизованные семена раскладывали в подготовленные чашки Петри с агаризованной средой. Набухание в этих условиях проходило в течеиие 1 сут в термостате при 26 °С. Осевую часть зародышей отделяли от семядолей и помещали в пробнрки со свежей питательной агаризованной средой Уайта (Здруйковская-Рихтер, 1974). Интактность зародышей контролировали микроскопически. В ряде опытов для посадки эмбриокультуры использовали среду Уайта после 25 дней культивирования разветвленных проростков («кондиционированную» среду Уайта); проростки с разветвленным побегом удалялись из среды. В одном из вариантов кондиционированную среду Уайта нагревали до 100 °С и затем перед посадкой эмбриокультуры охлаждали до комнатной температуры. В другом варианте в кондиционированную среду Уайта вводили 1 мМ раствор папаина («Serva», Германия) с помощью мембранных фильтров Flow Pore, 0.2 мкм, после чего среду выдерживали в термостате при 37 °С 60—80 мин. Затем введенный фермент денатурировали путем нагревания среды до 100 °С. После охлаждения среду использовали для посадки эмбриокультуры. На свежую среду Уайта высаживалось 500 зародышей, в остальных случаях — 100±5 зародышей. Культуры находились в темноте и на свету (освещенность 3000 лк, 26 °С) в течение 4—7 недель.

В аналогичных стерильных условиях выращивали проростки также из целых простерилизованных семян на агаризованной среде Уайта или на агаре.

Эксперименты проводили в 3—6-кратной повторности. Полученные результаты обработаны статистически согласно работе В. Л. Вознесенского (1969).

Результаты и их обсуждение

На рис. 1 представлена эмбриокультура гороха на среде Уайта при различных условиях выращивания и на разных этапах развития. Можно видеть, что из зародышей вырастали «миниатюрные» проростки с корнями и побегами. При проведении работ нами был отмечен интересный факт необычной морфологии проростков — ветвление

ТАБЛИЦА 1

Влияние различных сред выращивания на развитие эмбриокультуры гороха

Среда культивирования	Число проростков с разветвлениым стеблем	Среда культивироваиия	Число проростков с разветвленным стеблем
Свежая среда Уайта	100 ± 5	Нагретая до 100 °С «кондиционированная» среда Уайта	35 ± 5
«Кондиционированная» среда Уайта	37 ± 4	Обработанная папаином и нагретая до 100 °С «кондиционированная» среда Уайта	18 ± 2



Рис. 1. Рост эмбриокультуры гороха на свету и в темноте.

1 — изолированный зародыш через 2 дня после посадки (в темноте), *2* — через 7 недель на свету, *3* — через 4 недели в темноте.

побега у значительной части проростков (около 20 %) (рис. 2; табл. 1). Начало ветвления регистрировалось, как правило, через 3—4 недели культивирования. Это явление было еще более выражено при выращивании растений из целого семени в стерильных условиях на среде Уайта и 0.7 %-м агаре на свету и в темноте (около 30 %) (рис. 3; табл. 2), что исключало возможность влияния раневого эффекта (при вычленении зародыша), отсутствия света и компонентов питательной среды Уайта на ветвление побега. При обработке семян сулемой и последующем их выращивании в нестерильных условиях ветвление проростков не наблюдалось (табл. 2), что свидетельствует об отсутствии химического воздействия стерилизующего агента (сулемы).

Следует отметить, что подобный эффект был зарегистрирован в единичных случаях (около 0.3 %) (табл. 2) при выращивании растений из целых не обработанных сулемой семян в нестерильных условиях в дистиллированной воде в термостате. Ветвление в этих условиях имело место при механическом повреждении главной точки роста побега и, по-видимому, было вызвано снятием апикального доминирования (McIntyre, Damson, 1988). В случае эмбриокультуры нарушение точки роста



Рис. 2. Разветвленная эмбриокультура гороха (через 5 недель в темноте).



Рис. 3. Ветвление побега у проростков гороха, выращенных в стерильных условиях из целых семян (через 10 дней).

не регистрировалось (зародыши, поврежденные во время вычленения, перед посадкой выбраковывались). На наш взгляд, это свидетельствует о том, что ветвление побега непосредственно связано с условиями культивирования.

При выращивании эмбриокультуры на кондиционированной среде Уайта резко (почти в 2 раза) увеличивалось количество нетипичных проростков (табл. 1) и ветвление регистрировалось уже через 7—10 дней. Это свидетельствует о том, что при выращивании эмбриокультуры, по всей вероятности, имеет место выделение в среду культивирования фактора (факторов), влияющего на рост и развитие изолированных зародышей.

Подобное явление было описано и другими исследователями, показавшими, что клетки при культивировании продуцируют и выделяют факторы, необходимые для их роста, — факторы «кондиционирования». Химическая природа их не выяснена (Muir et al., 1958; Jones et al., 1960; Гамбург и др., 1990). Исследования К. З. Гамбурга с соавт. (1990) показали, что факторы кондиционирования — низкомолекулярные (600—1200 Д) довольно термостабильные вещества. Факторы, продуцируемые клетками одних видов растений, способны действовать на клетки других видов. Ни один

ТАБЛИЦА 2

Влияние различных условий выращивания и обработки семян сулемой на развитие проростков гороха

Условия выращивания				Число проростков с разветвленным стеблем
Стерильные	Среда Уайта		Темнота	145±6
			Свет	135±8
	0.7 %-й агар		Темнота	150±10
			Свет	150±11
Нестерильные	Вода	Обработка сулемой	Темнота	0
			Свет	0
		Без обработки	Темнота	2±0
			Свет	0
	Среда Уайта		Темнота	0
			Свет	0

из обычно используемых компонентов питательных сред не мог заменить факторы кондиционирования.

Интересно, что в наших экспериментах при внесении в кондиционированную среду Уайта растительной протеиназы папаина ($pH_{опт}$ = 5.5—5.7) количество разветвленных проростков оставалось приблизительно на уровне таковых (около 18 %), выращиваемых на свежей среде Уайта (табл. 1). Важно, что из-за процедуры нагревания среды практически не изменялось число разветвленных проростков (около 35 %) (табл. 1). На основании проведенных экспериментов можно полагать, что выделяемый проростками фактор (факторы?) термостабилен; не исключено, что он имеет пептидную природу. В связи с этим уместно отметить исследования R. Huystee, A. Tam (1988), где показано высвобождение культивируемыми клетками арахиса в среду выращивания во время роста 27 пептидов. Бóльшая часть из них имеет катионный заряд, а молекулярная масса варьирует между 14 и 70 кД. Часть белков, высвобождаемых в среду, гликозилирована. В то же время в последние годы обосновывается положение о том, что определенные низкомолекулярные пептиды могут выступать как специфические регуляторы роста растений (Klambt, 1983, 1985).

Необходимо подчеркнуть, что описанный нами феномен был характерен не для всех проростков, что обусловлено, по всей вероятности, гетерогенностью сортовой популяции (Данович и др., 1982). По-видимому, определенная часть семян находится в физиологическом состоянии, при котором растущий зародыш способен воспринимать этот фактор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вознесенкий В. Л. Первичная обработка экспериментальных данных. Л., 1969. 83 с.

Гамбург К. З., Еникеев А. Г., Высоцкая Е. Ф. «Факторы кондиционирования» при культивировании растительных клеток // Тез. докл. 2 съезда Всесоюз. о-ва физиологов растений. Минск, 1990. Ч. 1. С. 23.

Данович К. Н., Соболев А. М., Жданова Л. П. Физиология семян. М., 1982. 317 с.

Здруйковская-Рихтер А. И. Культура изолированных зародышей и некоторые другие приемы выращивания in vitro. М., 1974. 60 с.

Иванова А. Б. Исследование сопряженности потребления кислорода с ростом и содержанием структурных липидов в каллусных клетках гороха: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1994. 19 с.

Ивановская Е. В. Культура гибридных зародышей злаков на искусственной среде // ДАН СССР. 1946. Т. 54. Вып. 5. С. 449—452.

Калинин Ф. Л., Сарнацкая В. В., Полищук В. Е. Методы культуры ткаией в физиологии и биохимии растений. Киев, 1980. 488 с.

Huystee R. B., Tam A. S. K. Peptides released by cultured peanut cells during growth // J. Plant Physiol. 1988. Vol. 133. N 5. P. 645—647.

Jones L. E., Hildebrandt A. C., Riker A. L. Growth of somatic tobacco cells in microculture // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. N 6. P. 468—475.

Klambt D. Oligopeptides and plant morphogenesis: a working hypothesis // J. Theor. Biol. 1983. Vol. 100. N 3. P. 435—441.

Klambt D. Oligopeptides as a plant growth regulators // Biol. Plant. 1985. Vol. 27. N 2-3. P. 204—208.

McIntyre G., Damson E. Apical dominance in *Phaseolus vulgaris*. The triggering effect of shoot decapitation and leaf excision on growth of the lateral buds // Physiol. Plant. 1988. Vol. 74. N 4. P. 607—614.

Muir W. H., Hildebrandt A. C., Riker A. L. The preparation, isolation and growth in culture of single cells from higher plants // Amer. J. Bot. 1958. Vol. 45. N 8. P. 589—597.

Ботаническнй сад при Казанском университете Получено 9 IX 1994

SUMMARY

Growth of pea seedlings in vitro was studied. Shoot branching of some seedlings was observed. This phenomenon is supposed to be mediated by biologically active substance (peptide) released by seedling into medium which plays a role as a regulator of cell division and differentiation.

УДК 634.21 : 581.3 : 581.55 : 594.2 Бот журн., 1996 г., т. 81, № 5

© О. И. Лагутова, В. В. Назаров, С. В. Шевченко

СЕМЕННОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ *DACTYLORHIZA ROMANA* (*ORCHIDACEAE*) В КРЫМУ

O. I. LAGUTOVA, V. V. NAZAROV, S. V. SHEVCHENKO. SEED REPRODUCTION OF *DACTYLORHIZA ROMANA* (*ORCHIDACEAE*) IN THE CRIMEA

Изучены биология цветения, экология опыления, оплодотворение, семенная продуктивность и эмбриогенез одиого из малоисследованных видов орхидных Крыма — *Dactylorhiza romana*.

Процесс семенного воспроизведения у орхидных характеризуется крайне высокой степенью специализации всех его этапов — микро- и макроспорогенеза, микро- и макрогаметогенеза, опыления, оплодотворения и эмбриогенеза. Хорошо известны сложные корреляции между цветком и агентом его опыления (Darwin, 1862; Van der Pijl, Dodson, 1966; Nilsson, 1980), оплодотворением и строением зародыша семеии (Терехин, Камелина, 1969; Савина, 1972, 1979), строением зародыша и способом прорастания семени (Терехин, 1977). Все эти корреляции сформировались главным образом под влиянием тенденции интенсификации семенной продуктивности, которая у орхидных имеет ярко выраженный характер. Такие параметры, как уровень семенной продуктивности, степень редукции зародыша и эндосперма, степень дифференцированности семязачатка ко времени распускания цветка, степень агрегированности пыльцы в поллиниях или поллинариях, нередко представляются в виде системы с прямыми и обратными связями (Van der Pijl, Dodson, 1966; Терехин, 1977; Назаров, 1995a). Поэтому осознание закономерностей протекания отдельных этапов семенного воспроизведения у орхидных требует всестороннего изучения процесса репродукции в целом. Первые попытки комплексного изучения семенной репродукции у орхидных уже сделаны (Dieringer, 1982; Mehrhoff, 1983; Gregg, 1991), хотя при этом были исследованы далеко не все ее основные этапы.

Особую актуальность комплексному изучению репродукции у орхидных придает тот факт, что большинство этих растений в настоящее время отнесено к категории редких и исчезающих (Вахрамеева, Денисова, 1988).

Цель настоящей работы — исследование основных этапов семенного воспроизведения в одной из популяций «корнеклубневой» орхидеи — *Dactylorhiza romana* (Seb. et Mauri) Soó: формирования стенки пыльника и семязачатка, развития мужского и женского гаметофитов, процессов опыления и оплодотворения, раннего эмбриогенеза и семенной продуктивности.

Материал и методика

Ценопопуляцию *Dactylorhiza romana* в Крыму изучали в течение 1989—1990 гг. Участок наблюдений находится на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор, в окр. пос. Ореанда, на высоте 420 м над ур. м. Он расположен в порослевом дубово-граббинниковом лесу с примесью ясеня высокого *Fraxinus excelsior* L. и земляничника мелкоплодного *Arbutus andrachne* L. Кустарниковый ярус представлен бобовником *Laburnum anagyroides* Medic. и иглицей *Ruscus ponticus* Woronow ex Grossh.

Эмбриологические исследования проводили по общепринятой методике (Ромейс, 1954; Паушева, 1974). Изучение вели как на постоянных, так и на временных препаратах с применением темпоральной фиксации материала по работе М. С. Навашина (1934). Продолжительность промежутков времени между двумя последующими фиксациями зависела от скорости протекания того или иного процесса. При изучении спорогенеза и гаметогенеза она составила 24 ч, оплодотворения — 8 ч, эмбриогенеза — 2 дня. Препараты изготовляли с толщиной среза 15 мкм. В качестве фиксирующей жидкости использовали смесь Карнуа (6 : 3 : 1) и Чемберлена. Препараты окрашивали метилгрюнпиронином с подкраской алциановым синим. Анализ препаратов выполняли с помощью светового микроскопа Jenamed-2.

Всех насекомых, посещающих цветки *Dactylorhiza romana* в период наблюдения (142 ч), отлавливали для последующего их определения. Параллельно вели отлов насекомых на цветках других растений, цветущих одновременно с *D. romana*. Насекомых тщательно осматривали под бинокулярным микроскопом МБС-9 для обнаружения гемиполлинариев *D. romana* или их частей (висцидиев, каудикул и массул), а также пыльцы других растений. При обнаружении последней ее обрабатывали согласно методике G. Dieringer (1982) для последующей идентификации с эталонами. Эталонную пыльцу собирали со всех растений, цветущих одновременно с орхидеей, как непосредственно на изучаемом участке, так и в его окрестностях. Ее обрабатывали тем же способом.

В основу методики исследования динамики цветения и опыления у *D. romana* были положены приемы, используемые при изучении этих процессов у орхидных (Darwin, 1862). У 50 генеративных особей *D. romana* в течение периода цветения с периодичностью 1 раз в 2 дня производили осмотр всех цветков на соцветии (рис. 1). При этом отмечали состояние венчика и репродуктивных органов. По наличию гемиполлинариев в гнездах пыльника, а также массул гемиполлинариев на рыльце выделяли 9 состояний. Исходное состояние цветка, когда в гнездах пыльника имелись оба гемиполлинария и рыльце было свободно от массул, обозначали знаком $\frac{0}{0}$ (числитель отражает изменения, вызванные опылителем в андроцее, а знаменатель — в гинецее). После посещения опылителя в цветке может произойти одно из следующих изменений: $\frac{1}{0}$ — один гемиполлинарий удален, рыльце свободно от массул; $\frac{2}{0}$ — оба гемиполлинария удалены, рыльце свободно от массул; $\frac{2}{1}$ — оба гемнполлинария удалены, массулы нанесены на одну половину рыльца; $\frac{1}{2}$ — один гемиполлинарий удален, массулы нанесены на обе половины рыльца; $\frac{1}{1}$ — один гемиполлинарий

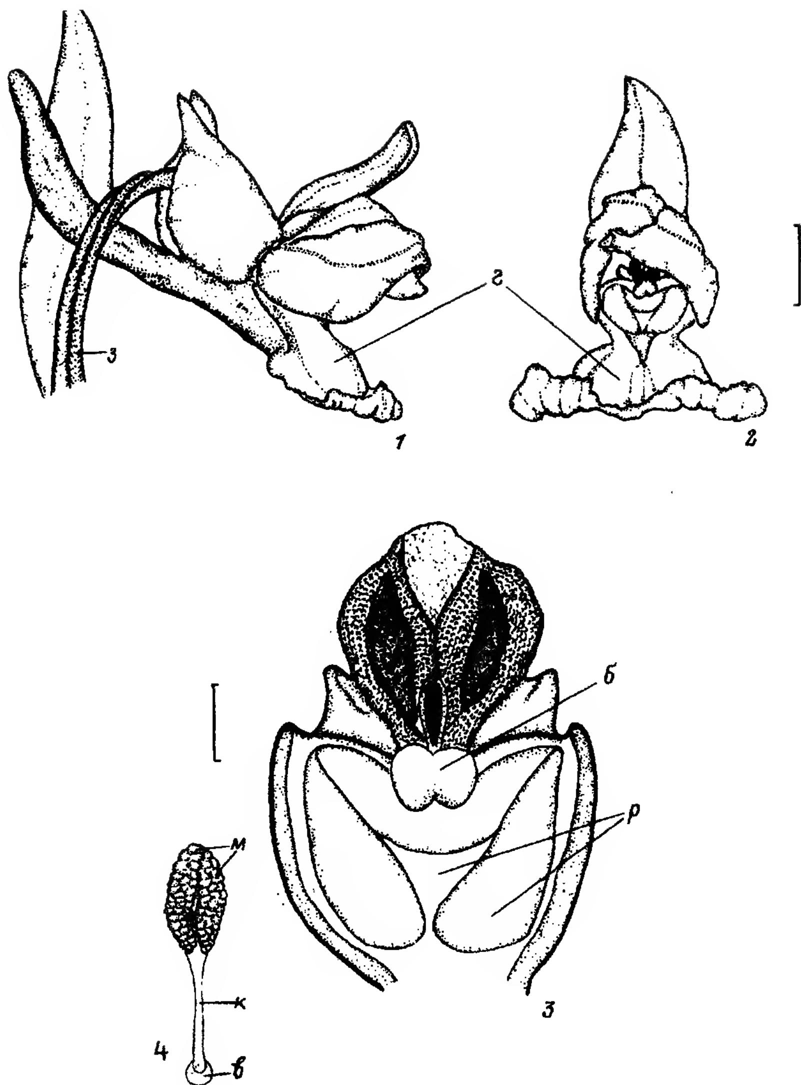


Рис. 1. Морфология цветка *D. romana*.

1, *2* — внешний вид цветка; *3* — колонка; *4* — гемиполлинарий. *б* — бурсикула, *в* — висцидий, *г* — губа, *з* — завязь, *к* — каудикула, *м* — массулы, *р* — лопасти рыльца. Масштабная линейка: *1*, *2* — 5; *3* — 1 мм.

удален, массулы нанесены на одну половину рыльца; $\frac{2}{2}$ — оба гемиполлинария удалены, массулы нанесены на обе половины рыльца; $\frac{0}{2}$ — гемиполлинарии не удалены, массулы нанесены на обе половины рыльца; $\frac{0}{1}$ — гемиполлинарии не удалены, массулы нанесены на одну половину рыльца. Изменения в цветках у отдельных особей записывали в следующем виде: Nn(n′) 1^{2}_{0}, 2^{0}_{1}, 3^{1}_{0}, ... n′, где N — номер особи, n — число цветков на соцветии, n′ — число распустившихся цветков в соцветии, 1^{2}_{0}, 2^{0}_{1}, 3^{1}_{0} — состояние репродуктивных органов цветка и его порядковый номер от основания соцветия.

Для изучения биологии цветения при помощи бумажных и марлевых пакетов были изолированы 9 соцветий, несущих в общей сложности 61 цветок. Из них у 20 цветков (в 3 соцветиях) произвели искусственную гейтеногамию, еще у 20 цветков (в 3 соцветиях) — искусственную аутогамию. Остальные цветки были оставлены без изменений.

Изучение жизнеспособности цветка проводили по следующей схеме.

Пыльца. Через 2 дня извлекали гемиполлинарии из гнезд только что распустившихся цветков (губа не полностью приняла свое нормальное положение) и помещали в бумажные пакеты. Пакеты оставляли в популяции на месте, защищенном от прямого попадания атмосферных осадков. Затем, когда с момента первого извлечения гемиполлинариев проходил срок, определенный заранее, в популяции отыскивали только что открывшиеся цветки и опыляли гемиполлинариями из пакетов. Опыленные цветки изолировали бумажными и марлевыми пакетами. Количество цветков, опыленных пыльцой одного срока хранения, составило не менее 25.

Рыльце. Изолировали цветки так, чтобы они составляли последовательный временной ряд с момента их распускания. Через 1 мес после раскрытия первых цветков производили опыление гемиполлинариями, взятыми из только что распустившихся цветков.

В обоих случаях контроль за успешностью оплодотворения и протеканием эмбриогенеза осуществляли по утолщению завязей, созреванию коробочек и плотности заполнения их семенами. Часть завязей фиксировали для эмбриологического анализа.

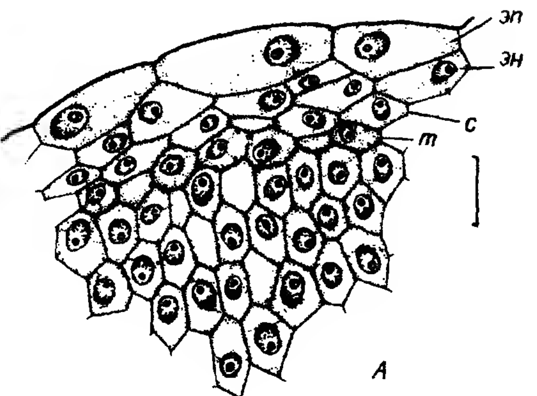
Число семязачатков в завязи и число семян в коробочке определяли по специальной методике, которая детально изложена ранее (Назаров, 1989).

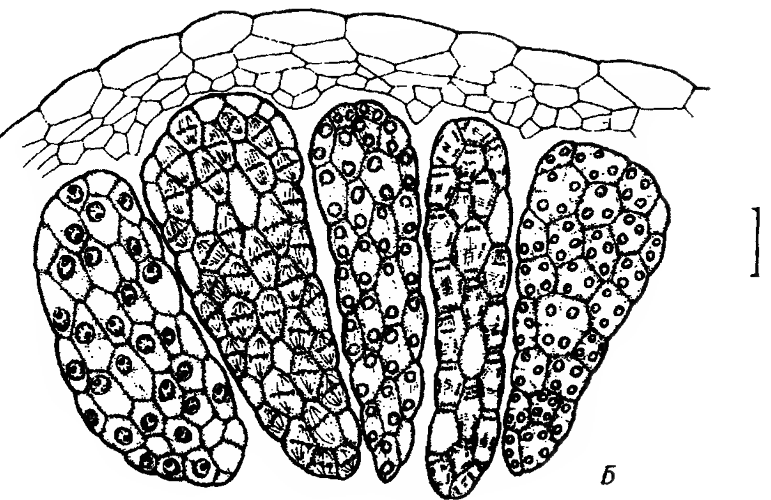
Результаты и их обсуждение

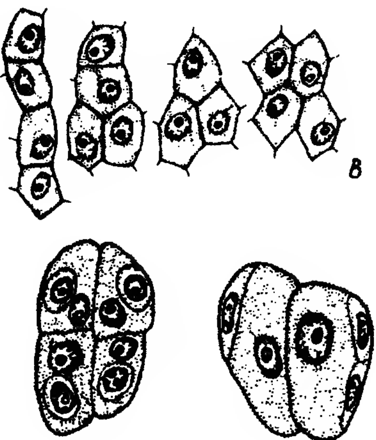
В изученной ценопопуляции генеративные побеги *D. romana* обычно появляются над поверхностью почвы в первой декаде марта и представляют собой типичный моноподий с 1—16-цветковыми почками (в среднем по популяции за 1989 г. x = 6, 8; n = 156). Цветковые почки в это время находятся на стадии заложения тычиночных примордиев. Единственный примордий быстро увеличивается в размерах и к концу марта приобретает очертания тетраспорангиального пыльника. В результате деления многоклеточного археспория образуется спорогенная ткань, которая впоследствии формирует микроспороциты. Характерным для профазы мейоза является изменение формы ядрышка в ядре микроспороцита — оно вытягивается. Материнские клетки микроспор в микроспорангиях объединены в большие блоки клеток (рис. 2, *А*), причем клетки одного блока делятся синхронно, тогда как клетки разных блоков могут находиться на разных стадиях мейоза (рис. 2, *Б*). Тетрады микроспор образуются по симультанному типу. В одном спорангии мы наблюдали Т-образные, изобилатеральные, тетраэдрические, линейные тетрады (рис. 2, *В*). Стенка пыльника, согласно классификации Э. С. Терехина с соавт. (1993), развивается центростремительно. Сформированная стенка пыльника состоит из 4 слоев — эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и секреторного тапетума. 1-рядный и 1-ядерный тапетум начинает дегенерировать уже на стадии мейоза. К моменту созревания микроспор в эндотеции наблюдали фиброзные утолщения клеточных стенок, обеспечивающие вскрытие микроспорангия. Стенка зрелого пыльника представлена эпидермисом с плотной кутикулой и фиброзным эндотецием.

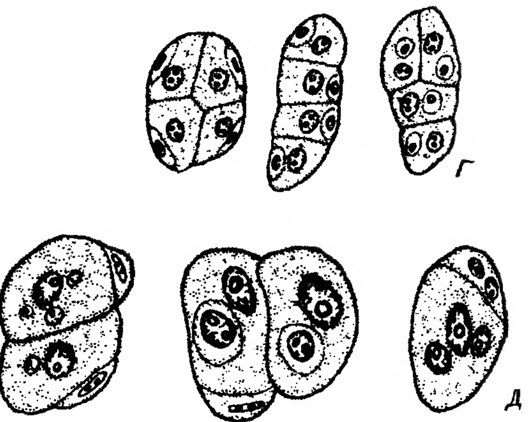
В результате дифференцирующего митоза образуется 2-клеточный мужской гаметофит. Молодое пыльцевое зерно состоит из слабо вакуолизированной вегетативной клетки, занимающей центральное положение, и линзообразной генеративной. Генеративная клетка прижата к оболочке пыльцевого зерна, в дальнейшем она смещается к центру пыльцевого зерна (рис. 2, *Г*).

Гинецей в своем развитии значительно отстает от андроцея. К моменту распуска-


эп
эн
с
т
А


Б


В


Г
Д

ния цветка на плаценте у 3 плодолистиков паракарпной завязи можно обнаружить лишь примордии семязачатков, которые представляют собой осевой ряд из 6—7 клеток нуцеллуса, окруженных эпидермисом (рис. 3, *Б*).

На поперечном срезе завязи плацента плодолистика дихотомически разветвлена (рис. 3, *А*, *Б*). Каждое ответвление в плоскости среза через середину завязи несет до 8—12 примордиев. Как показало вскрытие 24 завязей от 7 соцветий, общее число примордиев семязачатков на 3 плацентах может колебаться от 3069 до 11 025. Основная причина такого разброса в числе закладывающихся примордиев семязачатков заключается в значительном варьировании длины завязи даже в пределах одного соцветия. В целом по популяции длина завязи изменяется от 8 до 19 мм. Длина завязи по соцветию постепенно уменьшается в акропетальной последовательности. Соответственно изменяется и число примордиев в завязи. Однако четкая корреляция между длиной завязи и числом примордиев семязачатков наблюдается только в пределах одного соцветия ($r = 0.83$). Число примордиев в завязях одинаковой длины из различных соцветий нередко различается почти на тысячу. Это, вероятно, обусловлено различиями в мощности генеративных побегов. Интересно, что в завязи у особей с повышенным числом хромосом (вероятно, тетраплоидных) закладывается значительно больше примордиев семязачатков. При вскрытии 13 завязей из 2 соцветий этих растений обнаружено, что там может закладываться от 3762 до 16 764 примордиев семязачатков. Их генеративные побеги более мощные и несут в среднем 18 цветков.

Дальнейшее развитие примордиев семязачатков происходит только после прорастания пыльцы на рыльце.

Первые распустившиеся цветки в 1989 г. появились 28 III. В 1990 г. цветение задержалось на несколько дней. Начало распускания цветков наблюдали 2 IV (рис. 4, *А*). Эти различия в календарных сроках наступления фенофазы, вызванные относительно холодной весной 1990 г., прослеживались только в первой половине цветения. Конец цветения в популяции наступил в обоих сезонах одновременно — в первой декаде мая.

За время наблюдений отловили 67 особей насекомых, которые несли на себе гемиполлинарии *D. romana*. Насекомые принадлежат к 4 видам Hymenoptera: матки Bombus hortorum (38 особей), B. agrorum (4), B. terrestris (2), самцы и самки Anthophora acervorum (23 особи) (рис. 5).

Наиболее важный вклад в опыление *D. romana* вносили матки Bombus hortorum, самцы и самки Anthophora acervorum. Вместе они переносили более 90 % гемиполлинариев. Общий вклад A. acervorum в перенос гемиполлинариев составил 34 %. При этом самцы переносили больше гемиполлинариев, чем самки. Доля в переносе гемиполлинариев среди маток Bombus составила 60 % у B. hortorum, 4 % у B. agrorum и 2 % у B. terrestris.

Точное соответствие длины хоботка насекомых длине шпорца является важным условием прикрепления гемиполлинариев к лицевой части головы опылителей (Nilsson, 1980). Длина шпорца на изученном участке в среднем составляла 12.9 мм. Почти такая же длина была у хоботков маток B. hortorum (13.4 мм), самцов и самок Anthophora acervorum (12.3 мм). Более короткие хоботки имели матки Bombus agrorum (8.1 мм) и B. terrestris (6.9 мм). По-видимому, малая длина хоботка — одна из причин того, что эти 2 вида редко извлекали гемиполлинарии из цветков. Помимо этих видов насекомых, к цветкам *D. romana* часто приближались различные виды мух и мелких ос. Некоторые опускались случайно на цветки, но никогда при этом не извлекали гемиполлинарии.

Рис. 2. Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна *D. romana*.

А — фрагмент молодого пыльника на стадии материнской клетки микроспор; *Б* — мейоз; *В* — тетрады микроспор; *Г* — мужской гаметофит на разных стадиях развития; *Д* — зрелая пыльцевая тетрада и аномальные пыльцевые тетрады полиплоидной формы. *с* — средний слой, *т* — тапетум, *эп* — эпидермис, *эн* — эндотеций. Масштабная линейка: *А*, *В*—*Д* — 10; *Б* — 20 мкм.

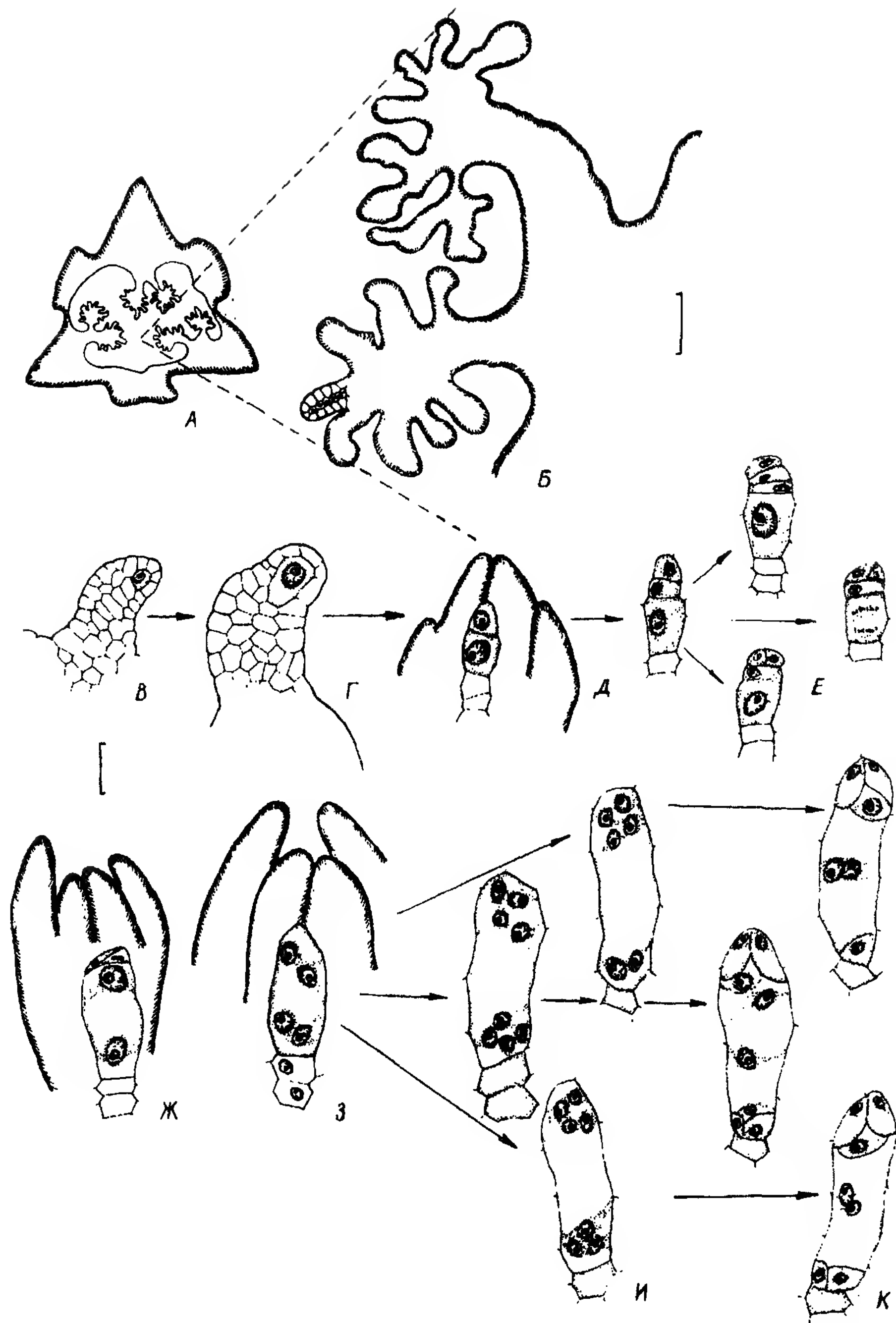


Рис. 3. Развитие женской генеративной сферы *D. romana*.

А, *Б* — поперечный срез завязи; *В* — примордий семязачатка на стадии археспориальной клетки; *Г* — материнская клетка мегаспор; *Д*, *Е*, — мегаспорогенез; *Ж*—*К* — возможные пути развития зародышевого мешка. Масштабная линейка: *А*, *Б* — 100; *В*—*К* — 25 мкм.

Самцы и самки Anthophora acervorum и матки Bombus terrestris начинают фуражировать задолго до начала цветения *D. romana*. Матки B. terrestris совершали отдельные пробные вылеты уже в конце февраля. Особенности их поведения указывают на то, что в конце марта—начале апреля матки B. terrestris ведут поиск гнезда. Затем в течение 1 недели они активно фуражируют на немногочисленных цветущих растениях. После появления первых рабочих особей матки B. terrestris уже не появляются среди растений *D. romana*. В 1989 г. последние экземпляры маток B. terrestris были отловлены 16 IV.

В первой половине цветения *D. romana* в опылении наряду с матками B. terrestris принимали участие самцы Anthophora acervorum, появлявшиеся в популяции на 1—1.5 недели раньше самок. К началу цветения *D. romana* они роились вокруг соцветий, вероятно, в поисках нектара и самок, посещая при этом на отдельном соцветии не более 1—2 цветков.

Начиная с 10 IV посещение цветков *D. romana* резко снижалось, но после 14 IV вновь повышалось (рис. 3, *Б*). Это временное ослабление активности опылителей *D. romana* было вызвано сменой агентов переноса. В это время в популяции *D. romana* появлялись самки Anthophora acervorum, а через 1—2 дня к ним присоединялись матки Bombus hortorum и B. agrorum. Вначале они довольно активно посещали цветки *D. romana*, но уже через 1 неделю теряли к ним интерес. После 28—30 IV нам не удалось больше зарегистрировать этих насекомых на цветках *D. romana*. Матки B. agrorum и B. hortorum в это время вели поиски подходящего места для гнезда, на что указывали продолжительные полеты над поверхностью почвы. Самки Anthophora acervorum активно фуражировали на цветках других растений.

Шпорец цветков *D. romana* не содержит нектара, а его пыльца в виде гемиполлинариев не может использоваться насекомыми для выкармливания своих личинок. В настоящее время известно, что виды *Dactylorhiza* привлекают насекомых-опылителей на свои цветки обманным способом. *D. sambucina*, например, привлекает на цветки неопытных маток шмелей (которые только что появились из гнезда после перезимовки) ярким обликом своих соцветий. В этом случае матки шмелей активно посещают безнектарные цветки *Dactylorhiza* только первые 2—3 дня. Через 1 неделю они издалека распознают яркие соцветия орхидеи и избегают посещения ее цветков. В результате у *D. sambucina* завязывалось не более 5 % плодов, которые располагались преимущественно в нижней части генеративного побега (Nilsson, 1980).

На нашем участке в опылении *D. romana* также участвовали неопытные матки Bombus hortorum и B. agrorum. Однако они появлялись не в начале, а в разгар цветения *D. romana*. На их долю приходилось 64 % извлекаемых гемиполлинариев. В первой половине цветения в опылении участвовали матки B. terrestris, которые еще до начала цветения *D. romana* посещали цветки яснотки пурпурной *Lamiun purpureum* L. и зубянки пятилистной *Dentaria quinquefolia* Bieb., где получали нектар и пыльцу. Цветки этих кормовых растений по окраске и морфологии отчасти напоминают цветки красноцветковой формы *D. romana*. Вероятно, из-за этого сходства матки B. terrestris могли ошибочно посещать цветки *D. romana*. Частота «ошибок» шмелей возрастала на фоне резкого сокращения размеров вознаграждения от кормовых растений. Подобная ситуация описана для другой безнектарной орхидеи — *Orchis pallens* L. (Vöth, 1982).

Самцы Anthophora acervorum также задолго до начала цветения *D. romana* имели трофическую приуроченность к цветкам *Dentaria quinquefolia*. Цветки этого растения интенсивно посещались самцами в течение всего периода цветения. Бледно-пурпурные лепестки *D. quinquefolia* образуют довольно глубокую трубку, что придает им некоторое сходство с цветками красноцветковой формы *Dactylorhiza romana*. На цветках зубянки мы отловили 4 самцов A. acervorum, которые несли на себе гемиполлинарии орхидеи. Кроме того, на наличнике у большинства самцов, отловленных на цветках *D. romana*, была обнаружена пыльца зубянки. Все это свидетельствует о существовании мимикрического способа привлечения на цветки, при

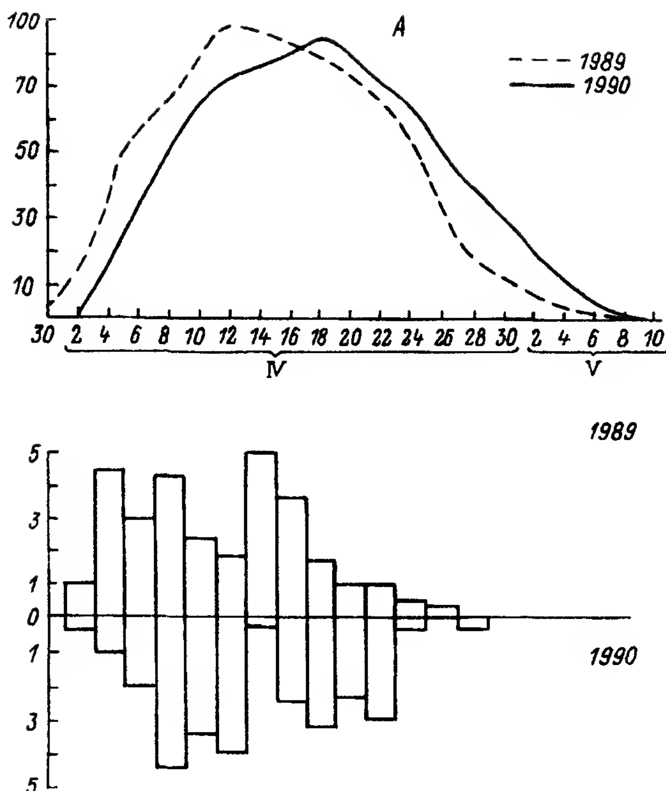


Рис. 4. Динамика цветения (*А*) и опыления цветков *D. romana* опылителями (*Б*) в 1989—1990 гг.

По осям абсцисс — календарные даты; по осям ординат: *А* — доля раскрывшихся цветков, %; *Б* — доля опыленных цветков, %.

котором в качестве модели выступает *Dentaria quinquefolia*, в качестве имитатора — *Dactylorhiza romana*, а узнавателя — самцы A. acervorum.

Таким образом, *D. romana* привлекает опылителей на свои цветки двумя способами — за счет яркого облика соцветий и благодаря мимикрическому сходству цветков *D. romana* с цветками кормовых растений. В основе опыления *D. romana*, вероятно, лежит первый способ аттрактации, тогда как имитация цветков кормовых растений играет вспомогательную роль. Она имеет место лишь в конкретной экологической ситуации. В результате сочетания этих двух механизмов привлечения насекомых плодоношение на изученном участке достигает 26—33 % (26.1 % у белоцветковой и 32.7 % у красноцветковой форм). Это значительно выше, чем у *Dactylorhiza sambucina*, которая опыляется исключительно за счет обмана неопытных опылителей (Nilsson, 1980). В то же время уровень плодоношения у *D. romana* на изученном участке оказался намного ниже по сравнению с таковым у других видов безнектарных орхидных с высокой степенью мимикрического сходства (Dafni, Ivri, 1981a, b; Dafni, 1983).

Прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок активизируют развитие терминальной клетки нуцеллярного ряда клеток примордиев семязачатка (рис. 3, *А*—*В*). Она начинает функционировать как археспориальная и превращается в материнскую клетку мегаспор. Материнская клетка мегаспор постепенно увеличивается в размерах и на 20—21-е сут с момента опыления делится мейотически (рис. 3, *В*, *Г*). В результате первого поперечного деления образуется диада из 2 неравноценных клеток. Второе деление верхней клетки диады происходит как в поперечном, так и

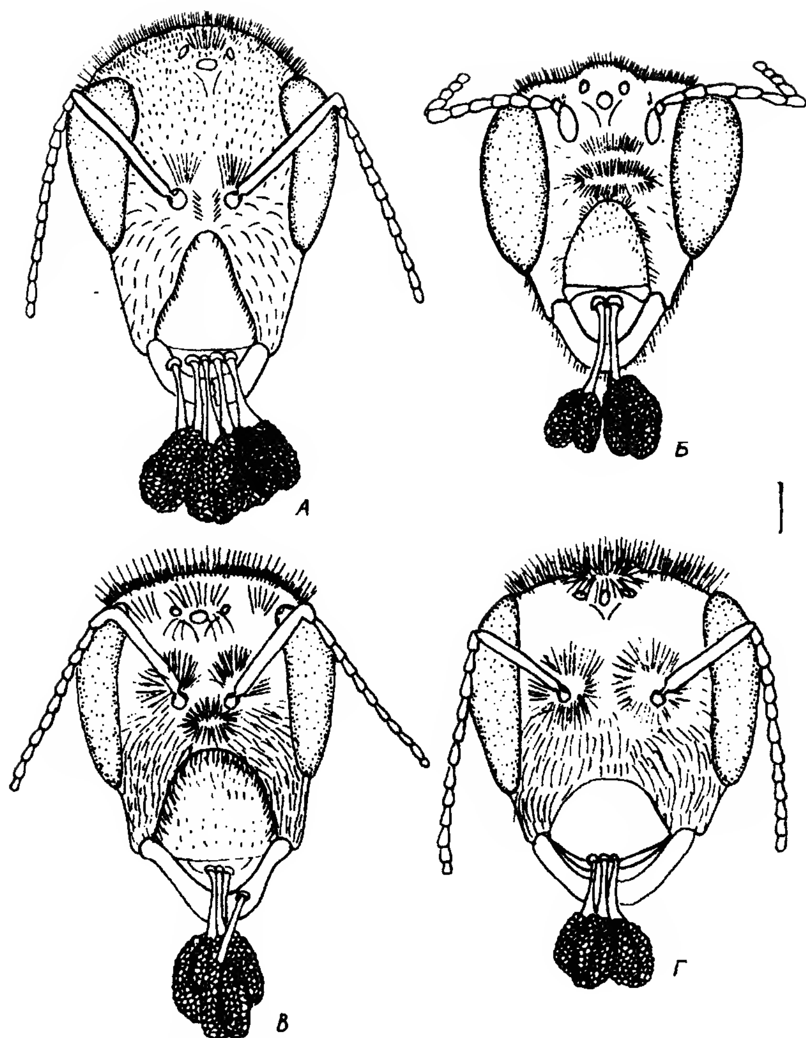


Рис. 5. Опылители *D. romana* с извлеченными гемиполлинариями.

А — Bombus hortorum; *Б* — Anthophora acervorum; *В* — Bombus agrorum; *Г* — Bombus terrestris. Масштабная линейка — 1 мм.

продольном направлениях (рис. 3, *Д*, *Е*). В результате поперечного деления образуется линейная тетрада, тогда как продольное деление приводит к возникновению Т-образной тетрады мегаспор. Последний вариант наблюдали реже.

Халазальная клетка диады всегда делится поперечно на 2 неравные мегаспоры. Верхняя клетка в дальнейшем не развивается, а нижняя продолжает функционировать. Из нее формируется зародышевый мешок Polygonum-типа (рис. 3, *Ж*—*И*). Его яйцевой аппарат состоит из крупных синергид грушевидной формы с большими вакуолями и яйцеклеткой (рис. 6, *1*). Микропилярная часть яйцеклетки также заполнена вакуолью. Полярные ядра могут сливаться в центральное ядро. Нередко одно из полярных ядер сохраняет свое положение близ яйцеклетки вплоть до оплодотворения (рис. 6, *3*). Однако бывают случаи, когда полярные ядра не сливаются и после оплодотворения.

Антиподальный аппарат представлен 1—3 клетками небольших размеров, кото-

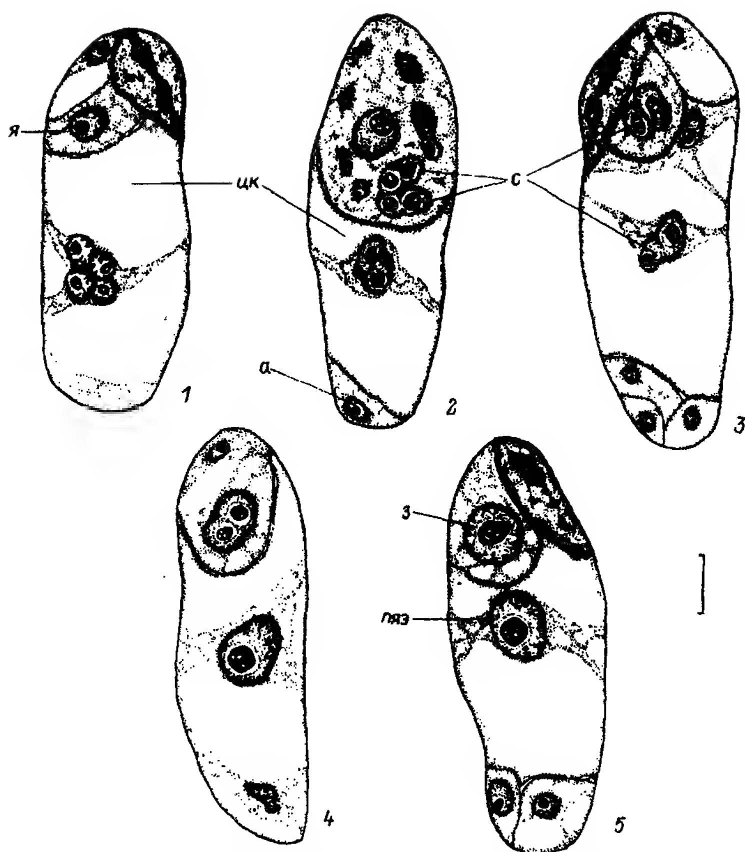


Рис. 6. Двойное оплодотворение у *D. romana.*

1, 2 — вхождение пыльцевой трубки в зародышевый мешок; *3* — слияние спермия с полярным ядром и сингамия; *4, 5* — зигото- и эндоспермогенез. *а* — антипода, *з* — зигота, *пяэ* — первичное ядро эндосперма, *с* — спермий, *цк* — центральная клетка, *я* — яйцеклетка. Масштабная линейка — 10 мкм.

рые чаще всего дегенерируют после оплодотворения. Нередко формируется только 1 антипода (рис. 6, *2*). В некоторых случаях антиподы как клетки не возникают и антиподальный аппарат является свободноядерным. При этом иногда в центральной клетке возникает комплекс из 4 ядер, 2 из которых условно можно назвать ядрами антипод (рис. 6, *1*).

Оплодотворение прогамное. Промежуток между опылением и оплодотворением — до 30 сут. Пройдя через микропиле, пыльцевые трубки изливают свое содержимое в одну из синергид (рис. 6). В разрушенной синергиде можно различить 2 тела. По-видимому, это дегенерирующие ядра синергиды и вегетативной клетки. Спермии, находящиеся в зародышевом мешке, судя по окраске, слабо хроматизированы. При слиянии гамет ядро спермия увеличивается в объеме, ядрышко становится более крупным. Ядерная оболочка между ядрами гамет долго сохраняется, при этом ядра спермия и яйцеклетки постепенно увеличиваются в размерах; затем ядерная оболочка исчезает.

Объединение второго спермия чаще всего происходит с одним из полярных ядер. Обычно сингамия незначительно отстает от процесса слияния спермия с полярным ядром либо происходит одновременно с ним. Бывают случаи, когда полярные ядра остаются свободными и не сливаются ни между собой, ни со спермием.

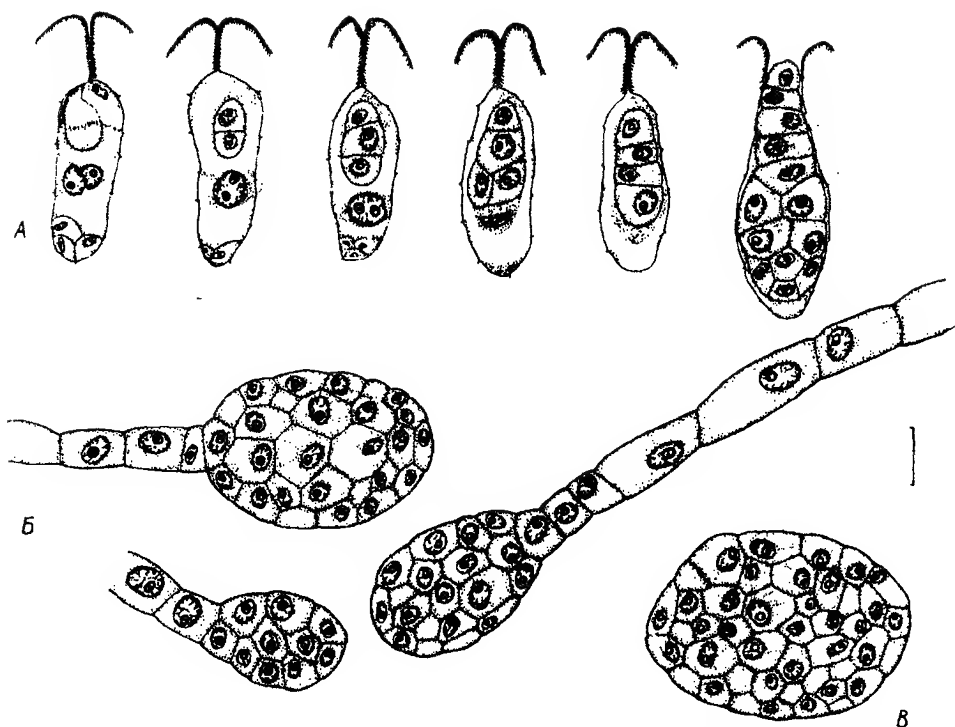


Рис. 7. Разные стадии формирования зародыша *D. romana* (*А, Б*) и зародыш зрелого семени (*В*). Масштабная линейка — 20 мкм.

Отмечен различный темп слияния гамет, который, как нам кажется, зависит от степени готовности яйцеклетки к оплодотворению.

Опылители редко посещают цветки *D. romana*, поэтому гемиполлинарии могут долгое время находиться на насекомом, прежде чем достигнут рыльца. Отсюда вытекают вопросы: как долго пыльца *D. romana* может сохранять оплодотворяющую способность и какое время рыльце сохраняет восприимчивость к пыльце?

Данные эксперимента показали, что пыльца у *D. romana* полностью сохраняет оплодотворяющую способность до 26 сут после извлечения гемиполлинариев из цветка. Причем в коробочках, опыленных 24-суточной пыльцой, в семена развиваются не менее 80 % семязачатков.

Анализ данных по исследованию восприимчивости рылец показал, что при опылении цветков спустя 17 сут после раскрытия наблюдается 100 %-е завязывание плодов. Через 18 сут из опыленных цветков образуется 92 % плодов, через 20 — 68, через 23 — 59, через 25 сут — 23 %. При этом начиная с 20-суточных цветков число семян, образующихся в коробочках, заметно снижалось. Так, при опылении 25-суточных цветков только из 40 % семязачатков образовывались семена. Спустя 27 сут после распускания цветка рыльца, вероятно, становятся полностью не восприимчивыми к пыльце, так как при их опылении плоды не образуются.

Как видно из приведенных результатов, пыльца у *D. romana* сохраняет оплодотворяющую способность на всем протяжении периода цветения (минимум до 26 сут). Жизнеспособность пыльцы сохраняется значительно дольше, чем восприимчивость рыльца. Последняя заметно снижается на 20-е сут после распускания цветка. Возраст пыльцы, вероятно, не оказывает существенного влияния на количество образующихся плодов и семян.

Зигота содержит густую цитоплазму, 1 крупное ядро с ядрышком и микроядрыш-

ками (рис. 6, 5). Она грушевидной формы и располагается чаще всего под углом 20—30° к вертикальной оси зародышевого мешка. Зигота ориентирована микропилярным концом к той синергиде, в которую излито содержимое пыльцевой трубки. Она увеличивается в размерах и после некоторого периода покоя делится поперечной перегородкой на 2 клетки — базальную и апикальную (рис. 7). В результате поперечного деления базальной клетки формируется 3-клеточный проэмбрио, состоящий из апикальной, средней и суспензорной инициальной клеток. Дальнейшее развитие зародыша происходит по Onagrad-типу, т. е. в образовании зрелого зародыша принимают участие апикальная и средняя клетки.

Эндосперм представлен 1 ядром. Первичное ядро эндосперма имеет трофическую функцию и используется на ранних стадиях развития зародыша. Основное значение в обеспечении питанием зародыша на более поздних стадиях имеет многоклеточный суспензор.

В изученной популяции *D. romana* наблюдается нормальное половое воспроизведение. Развитие мужских и женских половых структур, процессы опыления и формирования семян у подавляющего большинства генеративных особей протекают без значительных отклонений. Небольшие отклонения от нормального развития были отмечены только у отдельных растений. В частности, наблюдались нарушения в первом митозе при формировании мужского гаметофита, в результате чего в вегетативной клетке образовывались 2 или даже 3 вегетативных ядра. В некоторых случаях в 1 пыльцевом зерне можно было обнаружить 2 генеративные клетки. Последняя аномалия отмечена только у полиплоидных особей. Обнаруженные аномалии сравнительно редки и не влияют на естественное воспроизведение *D. romana*.

Результаты исследования показали, что у *D. romana* наблюдается значительное отставание в развитии женской половой сферы по сравнению с мужской. К моменту раскрытия цветка мужской гаметофит полностью сформирован. Плацента в это время дифференцирована лишь на примордии семязачатков. Дальнейшее их развитие приостанавливается до попадания пыльцы на рыльце. В случае неопыления цветка зачатки женских структур дегенерируют. Эта особенность семенного воспроизведения орхидных ранее неоднократно отмечалась и для других видов. Наибольший разрыв в отставании наблюдается у тропических видов. У многих из них ко времени распускания цветка плацентарная ткань не дифференцирована даже на примордии семязачатков (Swamy, 1948, 1949; Yeung, Law, 1989). Семена в этом случае созревают обычно через год, что возможно только в условиях непрерывного вегетационного сезона (Wirth, Withner, 1959).

Рыльце у *D. romana* полностью не теряет своей восприимчивости даже после видимого увядания элементов околоцветника, когда аттрактивные свойства цветка резко снижаются. При исследовании аитэкологии других орхидных Крыма выявлено, что длительная жизнеспособность цветка и его репродуктивных органов способствует повышению вероятности опыления. Эту особенность можно рассматривать в качестве адаптации орхидных к обманным способам аттрактации опылителей (Назаров, 1995б). На это же направлена и задержка в развитии женской половой сферы, благодаря чему достигается значительная экономия ресурсов особи при неопылении цветков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Орхидеи и их охрана // Природа. 1988. № 6. С. 44—50.

Навашин М. С. Методика цитологического исследования для селекционных целей. М., 1934. 363 с.

Назаров В. В. Методика подсчета мелких семян и семяпочек (на примере сем. *Orchidaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 8. С. 1194—1196.

Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1995а. 26 с.

Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1995б. 294 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.

Ромейс Б. Микроскопическая техника. М., 1954. 718 с.

Савина Г. И. Процесс оплодотворения у *Ophrys insectifera* L. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 382—392.

Савина Г. И. Особенности эмбриологии семейства *Orchidaceae* // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных растений. Л., 1979. С. 19—28.

Терехин Э. С. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. Л., 1977. 220 с.

Терехин Э. С., Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Классификация типов стенки микроспорангия у покрытосеменных. Терминология и концепции // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 16—24.

Терехин Э. С., Камелина О. П. Эндосперм *Orchidaceae* (к вопросу о редукции) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 5. С. 657—666.

Dafni A. Pollination of *Orchis caspia* — a nectarless plant which deceives the pollinators of nectarriferous species from other plant families // J. Ecol. 1983. Vol. 71. P. 467—474.

Dafni A., Ivri Y. Floral mimicry between *Orchis israelitica* Bauman and Dafni (*Orchidaceae*) and *Bellevalia flexuosa* Boiss. (*Liliaceae*) // Oecology (Berl.). 1981a. Vol. 49. P. 229—232.

Dafni A., Ivri Y. The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (*Orchidaceae*) — pollen imitation and facultative floramimicry // Plant Syst. Evol. 1981b. Vol. 137. P. 229—240.

Darwin Ch. The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and in the good effects of intercrossing. London, 1862. 365 p.

Dieringer G. The pollination ecology of *Orchis spectabilis* L. (*Orchidaceae*) // Ohio J. Sci. 1982. Vol. 82. N 5. P. 218—225.

Gregg K. B. Reproductive strategy of *Cleistes divaricata* (*Orchidaceae*) // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78. N 3. P. 350—360.

Mehrhoff L. A. Pollination in the genus *Isotria* (*Orchidaceae*) // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 10. P. 1444—1453.

Nilsson L. A. The pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (*Orchidaceae*) // Bot. Notiser. 1980. Vol. 133. P. 367—385.

Pijl L. van der, Dodson C. Orchid flowers. Their pollination and evolution // Coral Gables. Florida, Miami, 1966. P. 1—214.

Swamy B. G. L. The embryology of *Epidendrum prismatocarpum* // Bull. Torr. Bot. Club. 1948. Vol. 75. N 3. P. 245—249.

Swamy B. G. L. Embryological studies in the *Orchidaceae*. 1. Gametophytes // Amer. Midl. Nat. 1949. Vol. 41. N 1. P. 184—201.

Vöth W. Die «ausgeborgten» Bestauber von *Orchis pallens* L. // Orchidee. 1982. Bd 33. N 5. S. 196—203.

Wirth M., Withner C. Embryology and development in the *Orchidaceae* // The orchids: a scientific survey. N. Y., 1959. P. 155—188.

Yeung E. C., Law S. K. Embryology of *Epidendrum ibaguense*. I. Ovule development // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 2219—2226.

Государственный Никитский
ботанический сад
Украина, Ялта
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 31 X 1995

SUMMARY

Biological activity of flowering, ecology of pollination, fertilization, seed productivity and embryogenesis of one of the little known species in the *Orchidaceae* of the Crimea — *Dactylorhiza romana* are studied.

УДК 581.52 : 631.416

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 5

© Н. В. Алексеева-Попова, И. В. Дроздова

ОСОБЕННОСТИ МИНЕРАЛЬНОГО СОСТАВА РАСТЕНИЙ И ПОЧВ НА УЛЬТРАОСНОВНЫХ ПОРОДАХ УСТЬ-БЕЛЬСКОГО ГОРНОГО МАССИВА (СРЕДНЕЕ ТЕЧЕНИЕ РЕКИ АНАДЫРЬ). II. РАСТЕНИЯ

N. V. ALEXEEVA-POPOVA, I. V. DROZDOVA. THE FEATURES OF THE MINERAL PLANT AND SOIL COMPOSITION ON THE ULTRABASIC ROCKS IN THE UST-BELSKIY MASSIF (THE MIDDLE REACHES OF THE ANADYR RIVER). II. PLANTS

Приведены данные о минеральном составе растений ряда семейств, обитающих на ультраосновных горных породах Южной Чукотки. Подчеркивается его своеобразие по сравнению с минеральным составом растений тех же семейств, произрастающих на кислых горных породах. Рассматривается влияние таксономических и экологических факторов на минеральный обмен растений на серпентинитах. Высказано предположение, что виды, обладающие значительной экологической пластичностью, представлены в контрастных почвенно-геохимических условиях специфическими популяциями, различающимися по своему метаболическому потенциалу.

В разных районах земного шара характер растительности и особенности флористического состава во многом определяются почвенно-геохимическими факторами среды. К настоящему времени накоплен обширный материал о влиянии химического состава материнских горных пород и сформированных на них почв на видовой состав и структуру растительных сообществ. Яркий пример такого влияния — серпентинитовая растительность, приуроченная к ультраосновным горным породам и продуктам их метаморфизации — серпентинитам. Своеобразие растительности на выходах ультраосновных пород в среднем течении р. Анадырь на Усть-Бельском массиве отмечалось нами ранее (Алексеева-Попова, Дроздова, 1994; Дроздова, Юрцев, 1995). Ряд широко распространенных видов местной флоры совсем не встречается на ультраосновных породах, другие (менее распространенные) из облигатных и редких становятся обычными видами, присутствуют в самых различных тундровых сообществах.

Для выяснения причин своеобразия этой растительности мы изучали особенности минерального состава растений и почв на Усть-Бельском серпентинитовом массиве в сравнении с химизмом растений на кислых горных породах Южной и Восточной Чукотки. В задачи настоящей работы входило также определение характера накопления макро- и микроэлементов растениями на серпентинитах в зависимости от их систематического положения и экологических условий. В нашей предыдущей работе (Алексеева-Попова, Дроздова, 1994) приведены результаты исследования геологии и минерального состава почв изученного района. Публикацию экспериментального материала по растениям в связи с его большим объемом мы начинаем с изложения данных о минеральном составе видов семейств *Caryophyllaceae*, *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Saxifragaceae*, *Brassicaceae*, *Papaveraceae*.

Материал и методы

Образцы растений были собраны в основных типах местообитаний по экологическому профилю на горе Горбатой Усть-Бельского серпентинитового массива. Всего было собрано и проанализировано 114 наиболее распространенных видов из 27 семейств. В настоящей статье приведены данные результатов анализа 24 видов из 6 семейств. Образцы некоторых видов были собраны в нескольких экотопах. Содержание макро- и микроэлементов в растениях определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре AAS 1N в пламени ацетилен—воздух, как описано ранее (Дроздова, Юрцев, 1995). Все измерения на приборе сделаны Н. А. Сазыкиной, которой авторы выражают глубокую благодарность. P определяли по образованию молибденовой сини с амидолом на спектрофотометре Specol 11. Статистическую обработку данных проводили на персональном компьютере по программе Statgraphics.

Результаты и их обсуждение

Содержание макро- и микроэлементов в отдельных видах растений приведено в табл. 1. При рассмотрении полученных нами экспериментальных данных о накоплении макроэлементов исследованными видами растений выявлена наиболее характерная особенность — высокий уровень Mg в них (табл. 1). Наибольшие содержаиия Mg наблюдаются в растениях семейств *Fabaceae*, *Asteraceae*, при этом значительны межвидовые различия. При расчете среднего содержания Mg у каждого из семейств показано, что оно также достоверно выше у растений, собранных на серпентинитах, по сравнению с таковым у растений, встречающихся на кислых горных породах (рис. 1). Здесь и далее в тексте проведено сопоставление полученных нами данных с опубликованными ранее данными о минеральном составе растений, произрастающих на кислых горных породах Восточной Чукотки (Alexeeva-Popova et al., 1995). Накопление значительных количеств Mg растениями на ультраосновных породах обусловлено обогащенностью этих пород и сформированных на них почв Mg. Нами обнаружена достоверная корреляция между содержанием Mg в растениях и уровнем подвижных форм элемента в почве. Например, для сем. *Fabaceae* $r = 0.70$, для сем. *Saxifragaceae* $r = 0.58$.

Другой характерной особенностью минерального состава растений на серпентинитах является сниженный уровень Ca. Так, концентрация Ca в растениях семейств *Caryophyllaceae*, *Fabaceae*, *Saxifragaceae* по сравнению с таковой в растениях на кислых породах снижена, хотя и незначительно (в среднем в 1.4 раза). У некоторых из изученных видов этих семейств наблюдалось значительное снижение уровня Ca при произрастании их на серпентинитовых почвах по сравнению с видами, растущими на кислых почвах. Так, у *Silene stenophylla* на ультраосновных породах концентрация Ca составила 0.15 %, что в 3.6 раза ниже, чем в растениях того же вида, обитающих на кислых породах. Следует отметить, что *S. stenophylla* — вид, предпочитающий обычно кислые породы, но встречающийся и на ультраосновных (одной из особенностей флоры на которых, как известно, является совместное произрастание базифитов и некоторых ацидофитов). В растениях сем. *Asteraceae*, обитающих на разных типах горных пород, содержание Ca изменяется мало; возможно, это связано со значительной аккумулирующей способностью этих растений.

Высокий уровень Mg и сниженный Ca обусловливают низкую величину соотношения Ca/Mg в растениях на серпентинитах (рис. 1). Это отчетливо проявляется и на уровне семейства, особенно резко — у сем. *Fabaceae* (рис. 2). Таким образом, баланс между этими основными катионами в растениях нарушается, Mg превалирует над Ca. Исключение составляют виды, распространение которых на Чукотке облигатно или в значительной степени связано с выходами ультраосновных пород, такие как *Papaver anadyrense* и *Alyssum obovatum* (табл. 1). Как показали результаты нашего исследования, *A. obovatum*, произрастающий на каменистой вершине горы Горбатой, накапливал в среднем 3.40 % Ca, что в 300 раз превосходит уровень обменных форм элемента в почве. Следовательно, этот вид характеризуется более активной по сравнению с растениями других видов аккумуляцией Ca. Интересно, что *Cardamine victoris* — другой представитель того же сем.

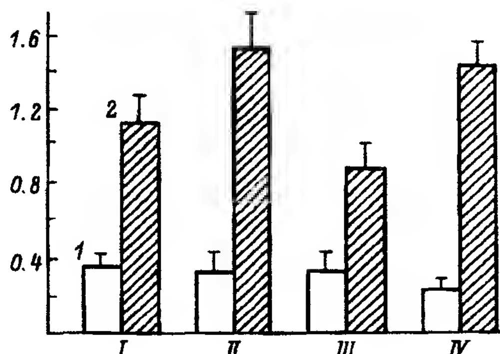


Рис. 1. Среднее содержание Mg в растениях некоторых семейств на кислых и ультраосновных породах Чукотки.

1 — растения на кислых горных породах; *2* — растения на ультраосновных породах. Семейства: *I* — *Caryophyllaceae*, *II* — *Asteraceae*, *III* — *Saxifragaceae*, *IV* — *Fabaceae*. По оси абсцисс — семейства; по оси ординат — содержание Mg, % сух. массы.

ТАБЛИЦА 1

Содержание макро- и микроэлементов в растениях

Семейства	Виды	Местообитания		Элементы, % сух. массы				Ca/Mg	Элементы, мг/кг сух. массы						
		№	pH	P	K	Ca	Mg		Fe	Mn	Zn	Cu	Ni	Co*	Cr*
Caryophyllaceae	*Dianthus repens* Willd.	2	6.41	0.10	0.68	0.28	0.60	0.47	560	100	35.1	18.6	25.3	—	—
	Minuartia rubella (Wahlenb.) Hiern	1	7.38	0.10	0.70	0.15	1.08	0.14	2043	86.3	24.2	6.14	104	6.90	10.9
	M. arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.	3	6.74	0.061	1.14	0.35	1.17	0.30	2391	62.1	23.5	8.80	55.6	3.45	21.1
	То же	4	7.22	0.081	0.85	0.78	0.79	0.99	425	48.0	53.2	5.81	47.2	2.24	2.68
	M. obtusiloba (Rydb.) House	1	7.38	0.068	0.44	0.87	1.61	0.54	3574	86.1	31.4	3.79	214	10.8	24.3
	Silene stenophylla Ledeb.	5	6.64	0.11	1.25	0.15	0.93	0.16	1621	76.8	31.2	5.21	74.0	3.66	9.65
	S. acaulis (L.) Jacq.	16	4.47	0.15	1.46	1.94	0.77	2.52	635	112	24.3	11.4	53.3	2.88	5.24
	Lychnis sibirica L. subsp. *samojedorum* Sambuk	2	6.41	0.065	1.44	0.80	1.78	0.45	1004	60.7	31.7	6.56	102	4.50	10.6
	То же	5	6.64	0.078	1.34	0.67	1.63	0.41	1467	88.0	37.2	6.67	96.1	5.04	17.3
Asteraceae	*Leontopodium kurilense* Takeda	1	7.38	0.055	1.21	0.41	0.82	0.50	703	142	15.4	6.97	39.3	2.94	14.8
	Artemisia arctica Less.	17	5.33	0.15	2.46	0.70	0.51	1.37	51.4	61.1	29.4	5.82	7.22	—	—
	A. glomerata Ledeb.	4	7.22	0.13	0.79	0.44	1.28	0.34	70.3	175	28.1	7.38	90.3	—	—
	То же	14	6.66	0.12	0.94	0.69	1.28	0.54	997	163	23.6	3.73	67.3	—	—
	» »	6	6.81	0.084	1.20	0.57	1.57	0.36	1390	75.7	10.8	14.1	56.2	—	33.8
	A. borealis Pall.	13	6.26	0.081	1.51	1.47	2.29	0.64	267	373	25.6	12.0	354	12.2	—
	То же	3	6.74	0.090	1.33	0.95	1.72	0.55	233	81.8	14.7	4.93	148	—	—
	» »	2	6.41	0.080	1.36	1.05	1.87	0.56	518	356	29.2	5.99	449	11.7	19.1
	Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb.	7	6.39	0.089	1.65	1.44	1.85	0.78	117	73.8	14.0	5.80	121	—	—
	То же	8	5.36	0.10	1.42	2.35	2.47	0.95	65.6	69.4	14.9	1.47	95.2	—	—
Brassicaceae	*Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz.	1	7.38	0.34	1.28	2.88	0.67	4.30	713	72.3	35.9	3.57	1231	9.11	—
	То же	9	6.31	0.23	1.46	3.74	0.47	0.95	1436	60.0	47.2	4.38	926	—	—
	» »	3	6.74	0.29	1.46	3.58	0.57	6.28	1026	77.8	53.4	9.56	1308	—	—
	Cardamine victoris N. Busch	3	6.74	0.070	1.09	0.36	1.26	0.29	1491	52.3	30.9	8.97	43.8	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Семейства	Виды	Местообитания		Элементы, % сух. массы				Ca/Mg	Элементы, мг/кг сух. массы						
		№	pH	P	K	Ca	Mg		Fe	Mn	Zn	Cu	Ni	Co*	Cr*
Papaveraceae	*Papaver anadyrense* Petrovsky	1	7.38	0.14	1.90	0.92	0.66	1.39	606	150	38.6	5.75	44.7	4.24	—
	То же	10	5.54	0.18	1.96	1.41	0.50	2.82	252	28.5	26.4	7.22	21.4	—	—
Fabaceae	*Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Thell.	11	7.29	0.12	0.41	0.61	2.18	0.28	65.3	44.3	9.73	3.79	20.5	—	—
	То же	12	7.11	0.085	0.31	0.86	1.34	0.64	63.9	35.0	8.27	4.07	25.9	—	—
	Oxytropis leucantha (Pall.) Bunge subsp. *tschukotcensis* Jurtz.	13	6.26	0.13	0.54	1.02	1.46	0.70	258	37.8	9.01	4.73	16.6	—	—
	То же	2	6.41	0.15	0.78	0.82	1.78	0.46	389	39.5	9.82	3.52	19.5	—	—
	O. semiglobosa Jurtz.	9	6.31	0.089	0.39	0.49	1.19	0.41	1426	90.1	14.2	7.67	41.2	—	—
	То же	14	6.66	0.082	0.30	0.45	1.17	0.38	790	81.4	14.8	10.2	28.3	—	—
	O. czucotica Jurtz.	9	6.31	0.13	0.66	0.52	1.38	0.38	376	103	22.4	4.34	28.9	—	—
	То же	13	6.26	0.14	0.61	0.66	1.05	0.63	496	50.3	20.6	4.08	16.6	—	—
Saxifragaceae	*Saxifraga setigera* Pursh	5	6.64	0.050	0.60	0.62	0.73	0.85	675	42.6	18.8	2.79	51.6	—	—
	S. serpyllifolia Pursh	15	6.52	0.075	0.58	0.34	0.67	0.51	1287	54.6	44.9	4.46	104	—	—
	S. oppositifolia L.	12	7.11	0.080	0.18	0.67	0.73	0.92	975	15.7	57.4	10.6	71.3	—	—
	S. hirculus L.	18	6.12	0.11	0.99	0.64	0.62	1.03	84.3	53.8	30.1	3.93	15.8	—	—
	S. nelsoniana D. Don	16	4.47	0.12	2.01	1.75	0.86	2.03	64.5	44.1	25.0	4.39	12.2	—	—
	То же	18	6.12	0.070	1.48	1.17	1.50	0.78	65.2	43.3	29.7	2.32	11.0	—	—

Примечание. 1—18 — тундры: 1 — редкотравные (редкоподушечные) группировки щебнистых обдуваемых привершинных участков горы Горбатой; верхних и средних частей склонов горы Горбатой: 2 — щебневато-пятнистая осочково-дриадовая лишайниковая сухая, 3 — щебневато-пятнистая осочково-дриадово-рододендроново-лишайниковая сухая, 4 — мелкощебнисто-крупнопятнистая кобрезиево-осочково-лишайниковая, 5 — щебнистая разнотравно-куртинноднриадовая сухая, 6 — суглинисто-пятнистая щучково-кобрезиево-осочковая дриадово-рододендроновая сырая, 7 — осочково-кустарничково(*Dryas incisa*, *Cassiope tetragona*, *Arctous alpina*, *Salix arctica*)мохово-лишайниковая, полосчато-пятнистая, 8 — осочково-кустарничковая с *Rhododendron parvifolium* ритидиево-лишайниковая сухая, 9 — мелкощебневато-пятнистая осочково-рододендроново-дриадовая лишайниковая сухая, 10 — щебнистая осочково-диапенсиево-дриадовая лишайниковая, 11 — щебневато-суглинисто-пятнистая осочково-кобрезиевая рододендроново-дриадовая, 12 — щебневато-крупнопятнистая осочково-кобрезиево-дриадовая лишайниковая, 13 — кобрезиево-осоково-ивово-дриадовая с *Rhododendron parvifolium* сырая, 14 — щебневато-пятнистая осочковая дриадово-рододендроновая лишайниковая сухая, 15 — щебневато-пятнистая кобрезиево-осоковая дриадово-кассиопейно-рододендроновая; нивального урочища: 16 — осоково-оксириево-ивково-мелкомохово-нивальная луговинная, 17 — ивково-кассиопейно-овсяницево-осоковая мелкомоховая нивальная луговинная; нижних частей склонов горы Горбатой: 18 — кустарниковая осоково-багульниково-хилокомиевая бугорковатая с кедровым стлаником. *«—» — содержание элементов менее 1 мг/кг.

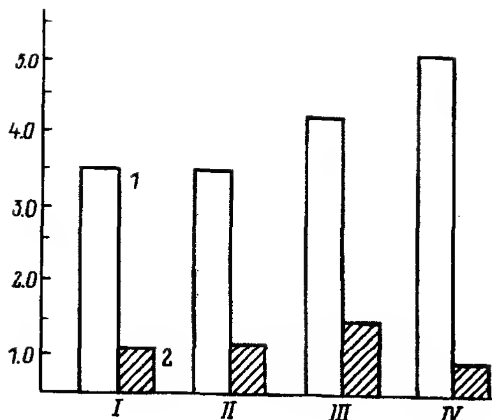


Рис. 2. Соотношение Ca/Mg в растениях некоторых семейств на кислых и ультраосновных породах Чукотки.

По оси ординат — величина соотношения Ca/Mg. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Brassicaceae — содержал гораздо меньше Ca — 0.36 %. Способность к активному поглощению Ca характерна и для эндемика ультраосновных пород Южной Чукотки *Papaver anadyrense*. При соотношении Ca/Mg 0.03 в почве экотопа, в котором встречается данный вид, в растении Ca/Mg = 1.39. Большая величина соотношения Ca/Mg в *Alyssum obovatum* и *Papaver anadyrense* обусловлена (наряду с высоким содержанием Ca) сниженной аккумуляцией Mg по сравнению с таковой у растений других видов, произрастающих в аналогичных условиях. Следует отметить, что виды-базифиты, такие как *Artemisia borealis*, *Oxytropis leucantha* subsp. *tschukotcensis*, также накапливают значительное количество Ca (табл. 1). Однако в них высок и уровень Mg. Можно предположить, что виды-серпентинофиты обладают способностью в той или иной мере регулировать поглощение ионов, в частности Ca и Mg, за счет специфических механизмов, изменяющих поглощение элементов в зависимости от их соотношения в среде обитания (Kinzel, 1982).

Содержание K в растениях на серпентинитах было в среднем в 2 раза ниже, чем в образцах растений, собранных на кислых горных породах Восточной Чукотки (рис. 3). Это объясняется низким уровнем содержания K в почвах, сформированных на ультраосновных породах Усть-Бельского горного массива (Алексеева-Попова, Дроздова, 1994).

Как видно из приведенных в табл. 1 данных, исследованные виды растений характеризуются высоким содержанием Ni, в основном выше 10 мг/кг. Для сравнения укажем, что в растениях, собранных на кислых горных породах и известняках Восточной Чукотки, уровень Ni был ниже 1 мг/кг. Наиболее высокая концентрация Ni отмечена у *Alyssum obovatum*. В собранных нами образцах этого растения содержание Ni составило в среднем 1155 мг/кг, что приблизительно в 40 раз выше, чем уровень доступного Ni в почве. Известно, что многие виды рода *Alyssum* аккумулируют значительные количества Ni, являясь концентраторами этого элемента (Brooks, Radford, 1978; Reeves, 1992). Другой вид сем. *Brassicaceae* — *Cardamine victoris*, обитающий на суглинистых пятнах голого грунта, характеризовался гораздо более низким уровнем Ni (табл. 1), что свидетельствует о специфичности аккумулирующей способности видов. Высокое содержание Ni наблюдалось у видов семейств *Caryophyllaceae* и *Asteraceae* (табл. 1). Co и Cr найдены только в сем. *Caryophyllaceae* у всех исследованных видов, за исключением *Dianthus repens*. Эти элементы удалось обнаружить только в тех видах сем. *Asteraceae*, которые произрастают на грубоскелетных серпентинитовых почвах. Больше, чем остальные виды, Co накапливают *Artemisia borealis* (11.7 мг/кг) и *A. glomerata* (33.8 мг/кг). Довольно высокое содержание Cr обнаружено у *Leontopodium kurilense* (14.8 мг/кг). У видов других семейств уровень Co и Cr был ниже чувствительности определения (табл. 1).

Высокая концентрирующая способность представителей сем. *Caryophyllaceae* по сравнению с другими семействами выявляется более ярко при сопоставлении уровней содержания элементов в образцах растений, собранных в одних и тех же экотопах. Так, уровень Ni, Co, Cr у *Silene acaulis* — вида, произрастающего на зрелых серпентинитовых почвах нивального урочища, был достаточно высоким (табл. 1),

несмотря на более низкую, чем в грубоскелетных почвах, концентрацию подвижных форм этих элементов. По сравнению с данным видом гораздо более низкое содержание Ni, Co, Cr отмечено, например, у *Saxifraga nelsoniana* — вида, обитающего в том же экотопе.

Среди всех исследованных растений виды сем. *Caryophyllaceae* характеризовались максимальным содержанием Fe — 1520 мг/кг в среднем для семейства. Интересно, что концентрация Fe в растениях этого семейства, произрастающих на известняках и кислых горных породах Восточной Чукотки, хотя и была ниже, чем в растениях, обитающих на серпентинитах, превосходила содержание этого элемента в растениях других семейств (Alexeeva-Popova et al., 1995). Многие исследователи наблюдали повышенный уровень Fe в растениях, приуроченных к «серпентинитовым местообитаниям» в других географических зонах (Ritter-Studnička, Dursun-Grom, 1973; Johnson, Proctor, 1977; Marrs, Bannister, 1978). По нашим определениям, концентрация Fe в растениях остальных семейств также была в среднем в 3.5 раза выше при произрастании их на серпентинитах по сравнению с таковой в растениях, встречающихся на кислых почвах Восточной Чукотки.

Растения сем. *Caryophyllaceae* накапливали, так же как и Fe, больше Cu, чем виды других семейств (табл. 1). Наиболее высоким содержанием Cu выделяется *Dianthus repens*, что, вероятно, связано с видоспецифическими особенностями минерального обмена данного растения. Этот же вид характеризуется более низкими, чем у остальных представителей сем. *Caryophyllaceae*, уровнями Ni, Co, Cr, что может свидетельствовать об избирательности поглощения. Следует отметить, что более низкий уровень Ni у видов рода *Dianthus* по сравнению с другими видами, обитающими на серпентинитах, наблюдается и в других географических районах (Vergnano et al., 1982).

Среднее содержание Zn в растениях исследованных семейств (32.0 мг/кг) близко к таковому в растениях тех же семейств, найденных на известняках, и в среднем в 2 раза ниже, чем в растениях, обитающих на кислых горных породах Восточной Чукотки.

Как следует из приведенных в табл. 1 данных, у видов семейств *Caryophyllaceae* и *Asteraceae* уровень Mn выше, чем у видов семейств *Fabaceae* и *Saxifragaceae*. На примере этого элемента отчетливо видно, что для минерального состава растений большое значение имеют наряду с таксономическими экологические особенности среды их обитания. Больше Mn накапливают растения, встречающиеся на зрелых серпентинитовых почвах в нижней части склона горы Горбатой, в нивальном урочище. Так, из результатов определения содержания Mn в растениях сем. *Caryophyllaceae* следует, что наибольшую концентрацию этого элемента имеет *Silene acaulis* — вид, произрастающий в нивальном урочище. Более высокое содержание Mn в нем по сравнеиию с таковым у видов из других экотопов обусловлено увеличением подвижности элемента в кислой среде почв данного экотопа. Среди представителей сем. *Asteraceae* наиболее высоким уровнем Mn характеризуется *Artemisia borealis*. Данный вид, произрастающий на почве с pH = 6.26, накапливал максимальное количество Mn (373 мг/кг), минимальное содержание (81.1 мг/кг) соответствовало более высокому значению pH (6.74). Влияние экологических условий отчетливо проявляется при сравнении величин на-

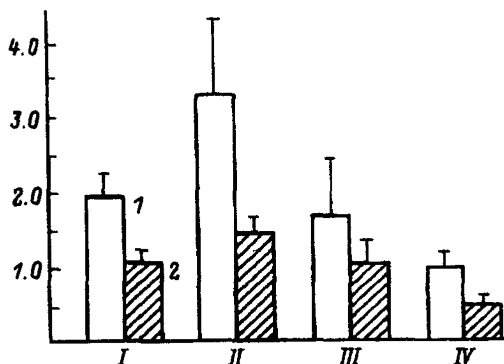


Рис. 3. Средиее содержание K в растеииях иекоторых семейств на кислых и ультраосновных породах Чукотки.

По оси ординат — содержание K, % сух. массы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты корреляции между содержанием Са и К в растениях и кислотностью почвы

Элементы	Семейства			
	Caryophyllaceae	*Asteraceae*	*Saxifragaceae*	*Fabaceae*
Са	−0.74	−0.67	−0.86	*
К	−0.65	−0.74	−0.93	−0.58

Примечание. * — корреляция недостоверна.

копления Fe и Ni некоторыми видами. Так, виды, встречающиеся в щебневато-пятнистых тундрах верхних и средних частей склонов горы Горбатой, выделяются высоким содержанием Ni, а также Fe. Средний уровень Ni и Fe у видов сем. *Saxifragaceae*, приуроченных к этим экотопам (*Saxifraga setigera*, *S. serpyllifolia*, *S. oppositifolia*), соответственно в 5.8 и 13.7 раза выше, чем концентрация элементов у видов, обитающих в зрелых серпентинитовых сообществах нижних частей склонов (*S. nelsoniana*, *S. hirculus*).

Сопоставляя полученные данные по содержанию макроэлементов у изученных видов, приуроченных к различным экотопам, можно отметить, что максимальное накопление К и Р наблюдается у тех видов, которые произрастают в нивальном урочище: *Artemisia arctica*, *Silene acaulis*, *Saxifraga nelsoniana*; 2 последних вида накапливают также больше Са, чем представители тех же семейств, приуроченные к грубоскелетным почвам верхних частей склонов (табл. 1). Показано, что концентрация К, Са, Р в почвах нивального урочища в среднем не превышает таковую в примитивно-скелетных почвах щебнистых привершинных участков (Алексеева-Попова, Дроздова, 1994). Однако уровень Mg здесь ниже вследствие выщелачивания из почвенного поглощающего комплекса Mg как катиона, более подвижного, чем Са, при промывном режиме увлажнения. В результате этого создаются благоприятные условия для поглощения других макроэлементов.

Таким образом, при исследовании минерального состава растений, приуроченных к выходам ультраосновных пород Усть-Бельского горного массива, было обнаружено, что бóльшая часть изученных видов имеет высокий уровень Mg. Так, например, растения сем. *Fabaceae* на серпентинитах накапливали в 5 раз больше Mg, чем растения на известняках и кислых горных породах Восточной Чукотки. Соотношение Ca/Mg в растениях на ультраосновных горных породах было преимущественно меньше 1. Как отмечено в литературе, баланс Са и Mg имеет большое значение для регуляции многих процессов обмена веществ растений и рассматривается как ограничивающий фактор для поселения ряда видов на серпентинитах при соотношении этих катионов в растении ниже 1.9, а в почве — ниже 9 (Erschbamer, 1991).

Как уже упоминалось выше, содержание К в растениях семейств *Caryophyllaceae*, *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Saxifragaceae* на ультраосновных породах было ниже, чем в растениях на кислых породах. Это связано как с низкой концентрацией элемента в серпентинитовых почвах, так и с неблагоприятными условиями его поглощения в присутствии избыточных количеств Mg. Известно, что значительный уровень Mg в большей части серпентинитовых почв обусловливает высокую величину их pH. При исследовании нами показано наличие довольно тесной корреляционной связи между уровнями содержания К и Са в растениях и кислотностью почвы (табл. 2), что может косвенно свидетельствовать в пользу неблагоприятного влияния высоких концентраций Mg в почве на поглощение этих элементов.

Выше отмечалось, что виды, приуроченные на Южной Чукотке к выходам ультраосновных пород, такие как *Alyssum obovatum* и *Papaver anadyrense*, способны интенсивно поглощать Са, несмотря на низкое содержание иона в серпентинитовых почвах. Они накапливают больше Са, чем Mg. Соотношение Ca/Mg у обоих видов

было выше 1. Эти данные согласуются с литературными (Walker et al., 1955). Так, в опытах с 2 видами рода *Helianthus*, которые выращивались на почвах с различным содержанием Ca и Mg, было установлено, что серпентинитовый вид *H. bolanderi* по сравнению с несерпентинитовым *H. annuus* имел более эффективную систему поглощения. Она оставалась работоспособной в почвах с низкой долей Ca и высокой долей Mg.

Некоторые исследователи выявили, что избыточное содержание Mg и Ni может привести к уменьшению снабжения растений P из почвы за счет перехода его в нерастворимые соединения (Proctor, Nagy, 1992). Это подтверждается и нашими данными: минимальные концентрации P, за исключением видов-серпентинофитов, наблюдались у растений, обитающих на чисто минеральных почвах на привершинных участках горы Горбатой, содержащих максимальное количество Mg и Ni.

Исследованные нами виды характеризовались повышенным уровнем содержания Ni (7.22—449 мг/кг для разных видов). Такое содержание Ni и в других районах земного шара является обычным для растений, приуроченных к почвам, сформированным на ультраосновных породах (Krause, 1958; Sasse, 1979; Proctor, 1992). Однако это значительно превышает величину содержания Ni в растениях несерпентинитовых местообитаний, которая составляет обычно 0.5—5.0 мг/кг (Proctor, Woodell, 1975). В некоторых исследованиях установлена низкая (0.1 мг/кг) потребность растений в Ni для их нормального роста (Proctor, Baker, 1994). В разных видах растений Усть-Бельского серпентинитового массива содержалось от 2.24 до 12.2 мг/кг Co и от 2.68 до 33.8 мг/кг Cr. Для сравнения укажем, что уровень Co и Cr в растениях несерпентинитовых местообитаний не превышает 1 мг/кг (Hutchinson, 1981; Reeves, 1992). По-видимому, растения, встречающиеся на серпентинитах, обладают механизмом, позволяющим им связывать поглощаемые в большом количестве тяжелые металлы в инертные соединения и избегать таким образом их токсического влияния. Существование такого механизма, обеспечивающего, в частности, выведение из обмена избыточных количеств Ni посредством образования комплексов с органическими кислотами, было показано, например, у ряда видов рода *Alyssum* (Brooks et al., 1981).

На примере растений Усть-Бельского серпентинитового массива мы встречаемся с влиянием двух основных факторов — несбалансированным соотношением Ca и Mg и высокой концентрацией Ni, а также Co и Cr. Бóльшая часть исследованных нами растений не способна ограничивать поглощение ионов, имеющихся в почве в избыточных количествах, поэтому превосходит по их содержанию растения тех же видов, обитающих на других типах горных пород. Можно предположить, что некоторые из таких видов, обладающих значительной экологической пластичностью, представлены в контрастных почвенно-геохимических условиях специфическими популяциями, различающимися по своему метаболическому потенциалу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева-Попова Н. В., Дроздова И. В. Особенности минерального состава растений и почв на ультраосновных породах Усть-Бельского горного массива (среднее течение реки Анадырь). I. Почвы // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 75—85.

Дроздова И. В., Юрцев Б. А. Сравнительная характеристика минерального состава различных экологических групп растений на серпентинитах Южной Чукотки // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 51—59.

Alexeeva-Popova N. V., Igoshina T. I., Drosdova I. V. Metal distribution in the arctic ecosystems of the Chukotka Peninsula, Russia // Sci. Total Environ. 1995. N 160/161. P. 643—652.

Brooks R. R., Radford C. C. Nickel accumulation by European species of genus *Alyssum* // Proc. Roy. Soc. Lond. 1978. Vol. 200. P. 217—224.

Brooks R. R., Shaw S., Marfil A. The chemical form and physiological function of nickel in some Iberian *Alyssum* species // Physiol. Plant. 1981. Vol. 51. N 2. P. 167—170.

Erschbamer B. Das Jonenmilieu im durchwurzelten Oberboden und seine Auswirkungen auf die Verbreitung der beiden *Carex curvula*-Unterarten, *Carex curvula* ssp. *curvula* und *Carex curvula* ssp. *rosae*, in den Dolomiten, Italien // Flora. 1991. Bd 185. H. 5. S. 345—355.

Hutchinson T. C. Chromium. Cobalt // Effect of heavy metal pollution on plants. London, 1981. P. 222—234.

Johnson W. R., Proctor J. Metal concentrations in plants and soils from two British serpentine sites // Plant Soil. 1977. Vol. 46. P. 275—278.

Kinzel H. Pflanzenökologie und Mineralstoffwechel. Stuttgart, 1982. 534 S.

Krause W. Andere Bodenspezialisten // Handb. Pflanzenphys. 1958. Bd 4. S. 755—844.

Marrs R. H., Bannister P. The adaptation of *Calluna vulgaris* (L.) Hull to contrasting soil types // New Phytol. 1978. Vol. 81. P. 753—761.

Proctor J. The vegetation over ultramafic rocks in the tropical Far East // The ecology of areas with serpentinized rocks. A World View. 1992. P. 249—270.

Proctor J., Woodell S. R. J. The ecology of serpentine soils // Adv. Ecol. Res. 1975. Vol. 9. P. 255—366.

Proctor J., Baker A. J. M. The importance of nickel for plant growth in ultramafic (serpentine) soils // Toxic metals in soil-plant systems. London, 1994. P. 416—432.

Proctor J., Nagy L. Ultramafic rocks and their vegetation: an overview // The vegetation of ultramafic (serpentine) soils. 1992. P. 469—494.

Reeves R. D. The hyperaccumulation of nickel by serpentine plants // Там же. 1992. P. 253—277.

Ritter-Studnička H., Dursun-Grom K. Über den Eisen-Nickel und Chromgehalten einigen Serpentinpflanzen Bosnies // Österr. Bot. Z. 1973. Bd 121. H. 1/2. S. 29—49.

Sasse F. Untersuchungen an Serpentinstandorten in Frankreich, Italien, Österreich und Bundesrepublik Deutschland // Flora. 1979. Bd 168. H. 4. S. 379—395.

Vergnano G. O., Gabbrielli R. L., Pancaro L. Nickel, chromium, and cobalt in plants from Italian serpentine areas // Acta Ecol. 1982. Vol. 3 (17). N 3. P. 291—306.

Walker R. B., Walker H. M., Ashworth P. R. Calcium-manganese nutrition with special reference to serpentine soils // Plant Physiol. 1955. Vol. 30. N 3. P. 214—221.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 VIII 1995

SUMMARY

Data on mineral contents of some plants growing on ultrabasic rocks of South Chukotka are presented. To reveal their peculiarity, the mineral contents of plants growing on serpentine and acid rocks were compared. The influence of taxanomic and ecological factors on mineral nutrition of plants growing on serpentine Ust-Belskiy mountain in the middle reaches of the Anadyr river was studied. It is concluded that the species with considerable ecological plasticity are presented in contrasting soil conditions by specific populations, which differ in their metabolic potencial.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.572.224

© А. Д. Михеев

НОВЫЙ ВИД РОДА *EREMURUS* (*ASPHODELACEAE*) С КАВКАЗА

A. D. MIKHEEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *EREMURUS* (*ASPHODELACEAE*) FROM THE CAUCASUS

Дано описание нового кавказского вида *Eremurus zangezuricus*.

В 1983 г. мною были вывезены из Армении корневища дикорастущего там эремуруса и высажены на экспериментальном участке Эколого-ботанической станции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в г. Пятигорске. Растения собраны в ущелье одного из водотоков южнее г. Гориса. Репродуцированные особи во время цветения габитуально практически не отличаются от *Eremurus spectabilis* Bieb. с горы Бештау близ г. Пятигорска (равно как и из Дагестана (Талги)). Однако в другие фазы развития между ними выявились существенные различия. Прежде всего было замечено, что армянские растения зацветают на несколько дней (примерно на неделю) позднее бештаугорских, высаженных для сравнения вместе с ними, а в период бутонизации у них иной габитус соцветия — оно более короткое и толстое. Наибольшая же разница обозначилась в период созревания плодов. Так, коробочка у *E. spectabilis* с горы Бештау почти шаровидная, по створкам складчато-морщинистая, с резко обозначенными поперечными морщинами, а у армянских растений она обратнояйцевидно-сердцевидная, трехгранная, слабоморщинистая, более мелкая и с более мелкими, иначе окрашенными семенами. Есть один признак, по которому сравниваемые растения различаются во всех упомянутых фазах развития — это число стерильных прицветников на цветоносе: оно гораздо меньше у *E. spectabilis*. Все вышесказанное позволяет сделать вывод о существовании на Кавказе, помимо *E. spectabilis*, *E. tauricus* Stev., *E. azerbaidzhanicus* Charkev., еще одного вида близкого к ним родства. Этому новому виду я предлагаю дать название *Eremurus zangezuricus* по историко-географическому району Армении Зангезур, где были собраны образцы для типового материала.

Eremurus zangezuricus Mikheev sp. nov. (sect. *Eremurus*). — Planta 120—170 cm alta. Radices valde incrassatae fusiformes ad 15 (20) mm in diam. Folia late linearia, glabra, margine ciliatula, glaucescentia, exteriora 3—4 (7) cm lt. Scapi glabri. Bracteae steriles (20)28—44 inferiores ad 55 mm lg., fertiles inferiores ad 40 mm lg., omnes margine longe pilosiusculae. Inflorescentia in alabastris brevis 8—11 cm lg., ad 3 cm in diam. Racemus densissimus. Pedicelli 25—28 mm lg. (ad trientem a basi racemi). Perigonii infundibuliformis campanulati phylla 12—15 mm lg., lanceolata, obtusiuscula, luteola, deinde fuscescentia, nervis viridiusculis. Filamenta ca. 15 mm lg., flavido-viridiuscula. Antherae 4—4.5 mm lg., cinnamomescentes. Pollen aurantiacum. Capsula obovato-cordata, subtriquetra, rugosiuscula, 7.5—8.5 mm lg. (alt.). Semina grisea brunneo-striata ac maculata, pondus 1000 seminum 8.5 g.

T y p u s: «Specimina, e rhizomatis in Armenia collectis enata, ad meridiem ab oppido Goris in clivo arduo herboso-fruticoso sicco lapidoso. 15 VII 1994, A. Mikheev» (LE).

Основные отличительные признаки *E. spectabilis* и *E. zangezuricus* по данным наблюдений в 1994 г. в условиях культуры на Пятигорской эколого-ботанической станции БИН РАН (исследовано по 20 образцов каждого вида)

Признаки	*E. spectabilis*	*E. zangezuricus*
Зацветание	13 V	19 V
Соцветие в фазе бутонизации (перед зацветанием):		
длина, см	11.5—15.0	8.0—10.5
диаметр, см	1.7—1.8	2.3—3.0
Коробочка:		
размер, мм	10—12	7.5—8.5
форма	Почти шаровидная	Обратнояйцевидно-сердцевидная, явственно трехгранная
поверхность	Резко складчато-морщинистая	Слабоморщинистая
Семена:		
вес 1000 шт., г	11.0	8.5
окраска	Каштановые	Серые, с коричневыми (до черных) полосками и пятнами
Число стерильных прицветников	10—16	28—44
Географическое распространение	Северный Кавказ	Южное Закавказье

Area geographica. Transcaucasia australis.

Affinitas. Species mea *E. spectabili* Bieb. affinis est, sed efflorescentia ca hebdomadem praecociore (plantis una cultivatis), inflorescentia in alabastris 3—3plo longiore quam crasso, capsulis minoribus obovoideo-cordatis subtriquetris (nec globosis), rugosiusculis (nec valde plicato-rugosis), seminibus minoribus griseis brunneo-striatis et maculatis, bracteis sterilibus duplo-triplo pluribus, necnon area geographica differt.

Растение 120—170 см выс., с сильно утолщенными веретеновидными корнями, до 15—20 мм в диам. Листья широколинейные, внешние 3—4 (до 7) см шир., голые, по краю мелкореснитчатые, сизоватые. Стрелки голые. Прицветники по краю скудно длинноволосистые, стерильные, в числе (20)28—44, нижние из них до 55 мм дл., нижние плодущие до 40 мм дл. Соцветие в фазе бутонизации довольно толстое, до 3 см в диам., но короткое, до 8—11 см дл. Кисть очень густая. Цветоножки 25—28 мм дл. (в одной трети от основания кисти). Околоцветник воронковидно-колокольчатый, его листочки 12—15 мм дл., ланцетные, туповатые, желтоватые, позднее буреющие, их жилки зеленоватые. Тычиночные нити около 15 мм дл., желтовато-зеленоватые. Пыльники 4—4.5 мм дл., коричневатые. Пыльца оранжевая. Коробочки 7.5—8.5 мм дл. (выс.), обратнояйцевидно-сердцевидные; слабогранистые и слабоморщинистые. Семена серые, с коричневыми полосками и пятнышками. Вес 1000 шт. семян 8.5 г.

Тип: «Растение, выращенное из корневищ, собранных в Армении южнее города Гориса на сухих травянистых с кустарниками крутых щебнистых склонах. 15 VII 1994, А. Михеев» (LE).

Географическое распространение. Южное Закавказье.

Родство. Вид близок к *E. spectabilis* Bieb., от которого отличается более ранним зацветанием (примерно на неделю при совместном выращивании), вдвое меньшим соотношением длины и толщины соцветия в фазе бутонизации, более мелкими обратнояйцевидно-сердцевидными слабогранистыми (не шаровидными), слабоморщинистыми (а не сильно складчато-морщинистыми) коробочками, более мелкими серыми семенами с коричневыми полосками и пятнышками, вдвое-втрое бóльшим числом стерильных прицветников, иным географическим распространением.

Перечисленные выше отличия *E. zangezuricus* от *E. spectabilis* представлены в таблице.

Таким образом, подтверждается мнение С. С. Харкевича (1966 : 46) о произрастании в горах Армянского нагорья особого вида рода эремурус. Однако мне неизвестно, относятся ли к *E. zangezuricus* растения из других мест Зангезура, в частности обнаруженные мною на каменистых склонах по р. Охчи (Вохчи) между Кафаном и Каджараном, а также растущие на горе Капутджух (Капыджик), собранные С. С. Харкевичем (1966 : 46).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Харкевич С. С. О некоторых лилейных флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1966. Т. 3. С. 41—47.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 II 1995

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.527.7(470.1/.6)

© Д. И. Третьяков

О НОВЫХ И РЕДКИХ ВИДАХ АДВЕНТИВНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ГОРОДА СМОЛЕНСКА, ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ И КРАСНОДАРСКОГО КРАЯ

D. I. TRETYAKOV. ON THE NEW AND RARE SPECIES OF ADVENTIVE PLANTS OF SMOLENSK, LENINGRAD AND KRASNODAR REGIONS

Сообщается о найденных 30 новых и редких видах растений на территории России, из них 14 новых для Смоленска, 6 — для Санкт-Петербурга и Ленинградской обл. и 3 — для Краснодарского края.

При изучении флоры любого района очень важно знать время появления того или иного адвентивного растения. Сейчас мы уже не в состоянии восстановить картину появления и распространения многих заносных видов на данной территории. Первый занос таких видов не был зафиксирован документально.

В 1991—1992 гг. нами были обследованы синантропные местообитания растений в городах Санкт-Петербурге, Смоленске и Сочи, а также в некоторых поселениях Ленинградской обл. и Краснодарского края. В результате для указанных районов России было выявлено сравнительно большое число новых и редких адвентивных растений, которые приведены далее в систематическом порядке.

Собранный гербарий хранится в Минске (MSK), дублеты некоторых видов переданы в Москву (MHA), Санкт-Петербург (LE) и Новосибирск (NS). При цитировании гербарных этикеток коллектор указан лишь в том случае, если сборы принадлежат не автору данной статьи.

Anisantha sterilis (L.) Nevski. Смоленск, вблизи ж.-д. ст., на ж.-д. полотне, 28 VI 1992, пл., № 1797 (MSK).

Этот вид занесен в более северные районы России: в Ленинградскую (Цвелев, 1988), Нижегородскую (Лукина, 1989), Московскую (Игнатов и др., 1990), Калининградскую (Гуджинскас, 1991) и Ивановскую области (Борисова, 1993), а также в Удмуртию (Туганаев, Пузырев, 1988) и на Дальний Восток (Нечаева, 1984). В качестве заносного этот вид известен в Литве (Мотекайтите, 1985), Латвии (Табака и др., 1988), на Украине (Мосякін, 1991в) и в Белоруссии.

Eleusine indica (L.) Gaertn. Краснодарский край, г. Курганинск, ж.-д. ст. Курганная, на ж.-д. полотне, 25 VII 1991, цв., пл., № 929 (MSK).

Как заносный этот южноазиатский вид приводится для Кавказа и Предкавказья (Краснодар) (Цвелев, Бочкин, 1992). В более северных районах известен в Удмуртии (Пузырев, 1993) и на Украине (Мосякін, Шевера, 1993).

Sporobolus fertilis (Steut.) W. Clayton. Краснодарский край, г. Сочи, у ж.-д. ст., на ж.-д. полотне, 29 VII 1991, пл., № 995 (MSK).

Этот тропический сорняк впервые обнаружен на территории СССР в Аджарии в 1929 г. (Цвелев, 1976а).

Panicum dichotomiflorum Michx. Санкт-Петербург, вблизи ул. Глиняной, на территории комбината хлебопродуктов, 18 VIII 1991, бут., цв., пл., № 1073 (MSK, LE, NS).

Североамериканский вид, занесен в страны Восточной Европы: Латвию (Фатаре, Гаврилова, 1985), Белоруссию (Третьяков, 1988), Литву (Гуджинскас, 1989), на Украину (Мосякін, 1991в). В России этот вид известен на Дальнем Востоке (Буч, Швыдкая, 1981; Нечаева, 1984), в Калининградской обл. (Гуджинскас, 1991), в Москве (Бочкин, 1991), Краснодарском крае (Цвелев, Бочкин, 1992) и в Удмуртии (Баранова и др., 1992).

Carex melanostachya Bieb. ex Willd. Смоленск, к западу от ст., вдоль ж.-д. полотна, 28 VI 1992, пл., № 1806 (MSK).

Как заносный известен в Москве (Бочкин и др., 1988; Бочкин, 1989), Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988). Этот вид обнаружен также в Белоруссии: вблизи ж.-д. ст. Минск-Восточный, у ж.-д. полотна, 3 VI 1993, созр. пл. (MSK); г. Брест, в 2 км к северо-востоку от ж.-д. ст. Брест-Центральный, у ж.-д. полотна, вблизи ул. Шоссейной, 26 V 1994, цв., пл., № 3090 (MSK); окр. ж.-д. ст. Осиповичи, в 4.5 км к северо-западу, на отметке «394 км», у ж.-д. полотна, 27 VI 1994, пл., № 3344 (MSK).

Commelina communis L. Санкт-Петербург, вблизи ул. Глиняной, на территории комбината хлебопродуктов, вдоль ж.-д. полотна, 18 VIII 1991, цв., пл., № 1071 (MSK).

Этот тропический сорняк в последнее время начал распространяться далеко на север. В европейской части России известен в Воронежской обл. (Протопопова, 1976), Чувашии (Димитриев, Ильминских, 1979), Удмуртии (Пузырев, 1985; Туганаев, Пузырев, 1988), а также обнаружен В. Д. Бочкиным в Москве (устное сообщение). В странах Восточной Европы этот вид известен на Украине: в Киевской, Житомирской, Черкасской и Винницкой областях (Протопопова, 1976; Мосякін, 1988), в Латвии — в Риге (Табака и др., 1988) и в Белоруссии (сборы Г. Вынаева и А. Скуратовича, 1985 г. (MSK)).

Rumex marschallianus Reichenb. Краснодарский край, г. Сочи на ж.-д. полотне, 29 VII 1991, пл., № 997 (MSK, LE).

Естественный ареал вида охватывает юго-восток европейской части бывшего СССР, юг Западной Сибири и Среднюю Азию (Бородина, 1977). В качестве заносного вид известен в Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988). Недавно обнаружен в Белоруссии: окр. г. Минска, на городской свалке, 17 VIII 1993, пл., № 2844 (MSK); Орша, вблизи ж.-д. ст. Орша-Западная, в рудеральных местообитаниях, у ж.-д. полотна, 8 VIII 1995, пл., № 4231 (MSK).

Rumex triangulivalvis (Danser) Rech. Ленинградская обл., г. Выборг, вблизи ж.-д. ст. у комбината хлебопродуктов, на ж.-д. полотне, 31 VIII 1991, цв., пл., № 1186 (MSK).

Впервые для территории бывшего СССР этот вид указан для Санкт-Петербурга (Цвелев, 1977), а позднее он был обнаружен в Москве (Игнатов, Макаров, 1984), в Удмуртии (Пузырев, 1985; Туганаев, Пузырев, 1988), Латвии (Табака и др., 1988), Литве (Лякавичюс и др., 1989), на Украине (Мосякин, 1991а), в Калужской обл. (Майоров и др., 1993). Сравнительно недавно вид обнаружен и в Белоруссии (сборы Е. Блудова, 1979 и 1983 гг. (MSK)).

Polygonum orientale L. Красиодарский край, пос. Псебай-2, в рудеральных местообитаниях, 18 VII 1991, цв., № 872 (MSK).

В странах Восточной Европы это растение культивируется как декоративное и в качестве дичающего известно во многих областях (Третьяков, 1990).

Chenopodium bonus-henricus L. Окр. Санкт-Петербурга, ж.-д. ст. Можайская, вдоль заборов и дороги в поселке у подножия холма, 27 VI 1991, цв., пл., № 741 (MSK, LE, MHA, NS).

В России этот вид известен в Тверской (Малышева, 1979), Ленинградской и Новгородской (Определитель..., 1981), Рязанской (Чичев, 1986) и Московской областях (Игнатов и др., 1990).

Suaeda sp. Санкт-Петербург, вблизи ж.-д. ст. Сортировочная, рудеральные сообщества вдоль ж.-д. полотна, на шлаковых и других отвалах, 24 VIII 1991, № 1132 (MSK).

Sisymbrium orientale L. Смоленск, вблизи ж.-д. ст., на склоне ж.-д. насыпи и на полотне, 28 VI 1992, пл., цв., № 1782, 1788 (MSK).

В России вид занесен в Ленинградскую (Цвелев, 1977; Гусев, 1978), Новгородскую (Гусев, 1978), Тверскую (Малышева, 1980), Московскую (Макаров, Игнатов, 1983), Калужскую области (Майоров и др., 1993), а также в Удмуртию (Туганаев, Пузырев, 1988) и на Дальний Восток (Нечаева, 1976, 1984). В качестве заносного этот вид известен в Латвии (Шулц, 1972; Табака и др., 1988), Литве (сборы Д. Третьякова, 1989 г. (MSK)), на севере Украины (Мосякін, 1991б) и в Белоруссии.

Sisymbrium wolgense Bieb. ex Fourn. Смоленск, у комбината хлебопродуктов, вдоль ж.-д. полотна, 28 VI 1992, цв., № 1769 (MSK).

Этот восточноевропейский вид известен во всех странах Восточной Европы.

Rorippa austriaca (Crantz) Bess. Смоленск, вблизи ж.-д. ст., на ж.-д. полотне, 28 VI 1992, пл., № 1797 (MSK).

Восточноевропейский вид, в качестве заносного известен почти во всех областях нечерноземной полосы европейской части России, в странах Прибалтики, на Украине и в Белоруссии.

Myagrum perfoliatum L. Смоленск, вблизи ж.-д. ст., на шлаково-гравийном склоне ж.-д. насыпи, 28 VI 1992, цв., пл., № 1786 (MSK).

В качестве заносного этот вид известен в европейской части России: в Московской, Воронежской, Тульской (Шереметьева, 1989) областях, в Чувашии (Димитриев, Ильминских, 1979; Октябрева, 1986; Игнатов и др., 1990; Губанов и др., 1992, 1995), Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988), а также на Украине (Мосякін, 1991б), в Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1979) и Латвии (Табака и др., 1988).

Erucastrum gallicum (Willd.) O. E. Schulz. Смоленск, вблизи ж.-д. ст., на шлаково-гравийном склоне ж.-д. насыпи, 28 VI 1992, цв., № 1784 (MSK).

Известен в европейской части России: в Калининградской (Гусев, 1974), Кировской (Гусев, 1976), Ленинградской (Цвелев, 1977), Тверской (Малышева, 1980), Московской областях (Игнатов и др., 1990), в Удмуртии (Гусев, 1977б; Туганаев, Пузырев, 1988), на Дальнем Востоке (Нечаева, 1976, 1984). Как заносный известен в Латвии (Табака и др., 1988), Литве (сборы Д. Третьякова, 1989 г. (MSK)) и в Белоруссии.

Rapistrum rugosum (L.) All. Смоленск, вблизи ж.-д. ст., на шлаково-гравийном склоне ж.-д. насыпи, 28 VI 1992, цв., пл., № 1779 (MSK).

В качестве заносного вид известен в Ленинградской (Цвелев, 1976б, 1977), Тверской (Малышева, 1980), Московской (Октябрева, Чичев, 1977; Игнатов, Макаров, 1984), Воронежской (Цвелев, 1985), Ивановской областях (Борисова, 1993), в Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988), на Дальнем Востоке (Нечаева, 1976, 1984) и др. В странах Восточной Европы известен в Латвии (Фатаре, Гаврилова, 1985), на севере Украины (Мосякін, 1991б) и в Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1979).

Lepidium latifolium L. Смоленск, вблизи ж.-д. ст., у товарных дворов, 28 VI 1992, бут., № 1792 (MSK).

Ирано-туранский вид, довольно обычный в черноземной полосе России и Украины, севернее как заносный известен в Ленинградской (Гусев, 1968), Московской (Игнатов и др., 1983), Вологодской (Гусев, 1973; Майтулина, 1984), Ивановской (Шилов и др., 1989а, б) и Рязанской областях (Гущина, Казакова, 1989), в республиках Марий Эл (Гусев, 1977а), Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988), Мордовии (Силаева, 1989), Коми (Мартыненко, 1990) и др.

Lepidium virginicum L. Ленинградская обл., г. Мга, у ж.-д. ст., на ж.-д. полотне, 5 VII 1991, цв., пл., № 808 (MSK); Санкт-Петербург., вблизи ж.-д. ст. Удельная, на ж.-д. полотне, 13 VII 1991, пл., № 845 (MSK); Краснодарский край, г. Сочи, территория турбазы «Сокол», рудеральные сообщества на строительной площадке, 26 VII 1991, цв., пл. № 950 (MSK); там же, вблизи ж.-д. ст. Сочи, на ж.-д. полотне, 29 VII 1991, цв., пл., № 987 (MSK).

В Восточной Европе этот североамериканский вид известен в Эстонии (Котов, 1979), Латвии (Табака и др., 1988), России (Удмуртия) (Туганаев, Пузырев, 1988), а

также в Литве (сборы В. Макарова, 1986 г. (МНА)) и Белоруссии (Минск, окр. ж.-д. ст. Осиповичи, окр. ж.-д. ст. Пуховичи; сборы Д. Третьякова и Я. Гузик, 1991—1993 гг. (MSK)).

Reseda lutea L. Смоленск, вблизи ж.-д. ст., на шлаково-гравийном склоне ж.-д. насыпи, 28 VI 1992, цв., № 1780 (MSK).

В России вид известен в Ленинградской (Цвелев, 1977), Владимирской (Назаров, 1928), Нижегородской (Аверкиев, Аверкиев, 1985), Ивановской (Шилов и др., 1989а, б), Рязанской (Гущина, Казакова, 1989), Московской областях (Игнатов и др., 1990), в республиках Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988), Марий Эл (Абрамов, Жиряков, 1989) и на Дальнем Востоке (Воробьев, 1982; Нечаева, 1984). Как заносный известен в Латвии (Табака и др., 1988) и Белоруссии.

Lathyrus tuberosus L. Санкт-Петербург, вблизи ж.-д. ст. Навалочная, вдоль ж.-д. полотна у комбината хлебопродуктов, 18 VIII 1991, цв., пл., № 1067 (MSK); Смоленск, вблизи ж.-д. ст. у комбината хлебопродуктов, вдоль ж.-д. полотна, 28 VI 1992, цв., № 1771 (MSK).

В качестве заносного этот лугово-степной вид известен в Ленинградской, Псковской (Определитель..., 1981), Новгородской (Гусев, 1978), Московской областях (Игнатов и др., 1990), а также в Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988) и на Дальнем Востоке (Нечаева, 1984). Как заносный известен в Латвии (Табака и др., 1988) и Белоруссии.

Euphorbia dentata Michx. Краснодарский край: г. Курганинск, ж.-д. ст. Курганная, на ж.-д. полотне, 25 VII 1991, пл., № 930 (MSK); г. Сочи, северо-восточнее ж.-д. ст. Сочи, на ж.-д. полотне, 29 VII 1991, пл., № 998 (MSK); разъезд Водопадный, юго-восточнее Аше, 4 VIII 1991, пл., № 1019 (MSK).

Североамериканский заносный вид, впервые на территории СССР найден в 1968 г. на Северном Кавказе, в г. Пятигорске, затем в других городах Ставропольского края в районе Минеральных Вод и в их окрестностях в радиусе до 40 км (Гогина, 1974; Михеев, 1976). Позднее он был обнаружен в Молдавии (Кононов, Шабанова, 1978; Мырза, 1991), Кабардино-Балкарии (Кущхов, 1989), на Украине — в Одессе (Коваленко и др., 1992, 1993). Для Краснодарского края указывается только из г. Краснодара (Цвелев, Бочкин, 1992). В европейской части России этот вид найден В. Бочкиным в Волгограде (устное сообщение).

Euphorbia nutans Lag. Краснодарский край, г. Сочи, северо-восточнее ж.-д. ст. Сочи, вдоль ж.-д. полотна, 29 VII 1991, цв., пл., № 996 (MSK).

Распространен в Северной и Южной Америке, как заносный известен в Европе. Для территории бывшего СССР приводился для Абхазии (Гагры) (Проханов, 1949) и Аджарии (Хохряков, 1992).

Salvia nemorosa L. Смоленск, к западу от ж.-д. ст., на ж.-д. полотне, 28 VI 1992, цв., № 1802 (MSK).

Степной вид черноземной полосы России и Украины. Севернее в качестве заносного вида известен в Ленинградской, Псковской (Определитель..., 1981), Московской (Игнатов и др., 1990), Тверской (Малышева, 1980), Ивановской (Шилов и др., 1989а, б) и других областях, а также в Латвии (Табака и др., 1988) и Белоруссии.

Veronica persica Poir. Смоленск, на ж.-д. полотне у комбината хлебопродуктов, 28 VI 1992, цв., пл., № 1766 (MSK).

Этот вид в качестве заносного в России известен в Московской (Игнатов и др., 1990), Тверской (Малышева, 1980), Ивановской областях (Шилов и др., 1989а, б), в республиках Марий Эл (Абрамов, Жиряков, 1989) и Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988), в Брянской обл. — в г. Новозыбкове (сборы В. Макарова, 1994 г. (МНА)), а также в Литве (Natkevičaitė-Ivanauskiene, 1976), Латвии (Табака и др., 1988), на Украине и в Белоруссии.

Galium tricornutum Dandy. Смоленск, вдоль ж.-д. полотна у комбината хлебопродуктов, 28 VI 1992, пл., № 1764 (MSK).

В европейской части России этот вид впервые был собран М. Назаровым в Твери в 1917 г. (MW), а в Москве — в 1919 г. (MW). Позднее он был собран В. Комаровым

в Петрограде в 1921 г. и в Ленинградской обл. близ ст. Бабино Н. Цвелевым в 1976 г. (Цвелев, 1977). Известен также в Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988) и Московской обл. (Игнатов и др., 1990). Сравнительно недавно обнаружен и в Белоруссии, в окр. ж.-д. ст. Руденск (сборы Д. Третьякова, 1993 г. (MSK)).

Ambrosia trifida L. Ростовская обл., Шолоховский р-н, станица Базковская, на склоне правого берега р. Дон, в рудеральных местообитаниях, 6 VII 1987, бут., цв., № 261 (MSK); Санкт-Петербург, вблизи ж.-д. ст. Навалочная, на полотне ж.-д. ветки, ведущей к комбинату хлебопродуктов, 18 VIII 1991, цв., № 1065 (MSK, LE); там же, ст. Сортировочная, на ж.-д. полотне, 24 VIII 1991, вег., № 1117 (MSK); там же, близ Угольной гавани, на ж.-д. полотне, 1 IX 1991, вег., № 1196 (MSK).

Этот североамериканский вид в европейской части России известен в Ленинградской (Гусев, 1978), Московской (Игнатов и др., 1990), Самарской (Матвеев, Устинов, 1989), Липецкой (Вьюкова, 1983), Волгоградской (сборы В. Ямчук, 1971 г. (MW)) и Саратовской (сборы Е. Киреева, 1983 г. (MW)) областях, а также в Удмуртии (Пузырев, 1985; Туганаев, Пузырев, 1988). В странах Восточной Европы известен в Латвии (Шулц, 1976; Фатаре, Гаврилова, 1985), в Молдавии (Мырза, 1991) и Белоруссии. Как заносный известен на Дальнем Востоке (Нечаева, 1976, 1984; Буч, Швыдкая, 1981).

Coleostephus myconis (L.) Reichenb. fil. Санкт-Петербург, вблизи ул. Глиняной, на территории комбината хлебопродуктов, на ж.-д. полотне, 18 VIII 1991, цв., № 1094 (MSK).

Этот южноевропейский вид для территории СССР приводился только для окр. Севастополя. В качестве заносного известен в Германии, Чехословакии (Цвелев, 1961), Польше (Rostánski, Sowa, 1986—1987).

Atremisia umbrosa (Bess.) Pamp. Смоленск, вблизи ж.-д. ст., вдоль ж.-д. полотна, 28 VI 1992, № 1787 (MSK).

Как выяснил С. Л. Мосякин (Mosyakin, 1991), все указания на нахождения *A. verlotiorum* Lamotte в Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1978), Ленинградской обл. (Гусев, 1968, 1980), в Латвии (Фатаре, Гаврилова, 1985; Табака и др., 1988), Удмуртии (Пузырев, 1985), Московской обл. (Игнатов и др., 1983) следует относить к *A. umbrosa*. В качестве заносного растения, кроме того, известен также на Украине (Mosyakin, 1990) и в России — в Калужской (Волоснова, 1986; Майоров и др., 1993) и Ивановской областях (Борисова, 1993).

Acroptilon repens (L.) DC. Санкт-Петербург, вблизи ж.-д. ст. Полюстрово, на песчано-гравийной ж.-д. насыпи, 17 VIII 1991, цв., № 1036 (MSK, LE); Смоленск, на ж.-д. полотне у сортировочной горки, 28 VI 1992, бут., № 1790 (MSK).

Как заносный вид известен в Тверской (Малышева, 1980), Московской (Бочкин, 1989; Игнатов и др., 1990), Брянской (Босек, 1986), Рязанской областях (Гущина, Казакова, 1989), в Удмуртии (Туганаев и др., 1978; Туганаев, Пузырев, 1988), Чувашии (Папченков, Димитриев, 1989), Коми (Мартыненко, 1990), а также в Латвии (Табака и др., 1988), Литве (Лякавичюс и др., 1989), в северных районах Украины (Мосякін, 1991б) и в Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1979).

Приведенные 30 видов растений относятся к 13 семействам и 26 родам. Из указанных видов 14 являются новыми для Смоленска: *Anisantha sterilis*, *Carex melanostachya*, *Sisymbrium orientale*, *S. wolgense*, *Myagrum perfoliatum*, *Erucastrum gallicum*, *Rapistrum rugosum*, *Lepidium latifolium*, *Reseda lutea*, *Salvia nemorosa*, *Veronica persica*, *Galium tricornutum*, *Artemisia umbrosa*, *Acroptilon repens*; 6 — для Санкт-Петербурга и Ленинградской обл.: *Panicum dichotomiflorum*, *Commelina communis*, *Suaeda* sp., *Lepidium virginicum*, *Coleostephus myconis*, *Acroptilon repens*; 3 — для Краснодарского края: *Sporobolus fertilis*, *Rumex marschallianus*, *Euphorbia nutans*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В., Жиряков А. В. Адвентивные и синантропные виды во флоре Марийской АССР и их классификация // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989. С. 49—51.

Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д. Определитель растений Горьковской области. 2-е изд. Горький, 1985. 320 с.

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 140 с.

Борисова Е. А. О новых заносных видах растений Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 1. С. 130—134.

Бородина А. Е. О видах рода *Rumex* L. европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 64—72.

Босек П. З. О новых и редких растениях Брянской области // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 1. С. 98—101.

Бочкин В. Д. Адвентивные растения московского участка Курской железной дороги // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989. С. 36—38.

Бочкин В. Д. Растения семейства *Poaceae* Barnhart во флоре железных дорог Москвы // Всесоюз. совещ. «Систематика и эволюция злаков». Тез. докл. Краснодар, 1991. С. 16.

Бочкин В. Д., Игнатов М. С., Макаров В. В. Новые находки на железных дорогах Московской области // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1988. Вып. 151. С. 50—54.

Буч Т. Г., Швыдкая В. Д. Новые редкие адвентивные виды флоры Приморского края // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 12. С. 1758—1763.

Волоснова Л. Ф. Новые виды Калужской области // Биол. науки. 1986. № 8. С. 71—75.

Воробьев Д. П. Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л., 1982. 254 с.

Вынаев Г. В., Третьяков Д. И. Эколого-географическая характеристика видов рода *Artemisia* L. флоры БССР // Ботаника. Исследования. Минск, 1978. Вып. 20. С. 101—111.

Вынаев Г. В., Третьяков Д. И. О классификации антропофитов и новых для флоры БССР индуцированных видов растений // Ботаника. Исследования. Минск, 1979. Вып. 21. С. 62—74.

Вьюкова Н. А. Новые материалы к характеристике адвентивной флоры Липецкой области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 1. С. 128—133.

Гогина Е. Е. О находке американского молочая (*Euphorbia dentata* Michx.) на Северном Кавказе // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 3. С. 422—423.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель сосудистых растений Центра Европейской России. М., 1992. 400 с.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель сосудистых растений Центра Европейской России. 2-е изд., доп. и перераб. М., 1995. 560 с.

Гуджинскас З. А. Новые для флоры Литвы адвентивные виды растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1499—1504.

Гуджинскас З. А. Дополнение к адвентивной флоре Калининградской области. Семейство *Poaceae* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1441—1450.

Гусев Ю. Д. Новые и редкие адвентивные растения Ленинградской и Карельской флоры // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 2. С. 267—269.

Гусев Ю. Д. Дополнение к адвентивной флоре северо-западных областей Европейской России // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 6. С. 904—909.

Гусев Ю. Д. Новые данные по адвентивной флоре Калининградской области // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 10. С. 1458—1460.

Гусев Ю. Д. Проникновение новых адвентивных растений в Кировскую и Пермскую области // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 4. С. 567—570.

Гусев Ю. Д. Проникновение новых адвентивных растений в Марийскую АССР по железной дороге // Бот. журн. 1977а. Т. 62. № 3. С. 429—431.

Гусев Ю. Д. Материалы по адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1977б. Т. 62. № 5. С. 691—694.

Гусев Ю. Д. Новые данные по адвентивной флоре Ленинградской и соседних областей // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 586—589.

Гусев Ю. Д. Новые сведения по адвентивной флоре разных областей таежной зоны европейской части СССР // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 249—255.

Гущина Е. Г., Казакова М. В. Состояние изученности адвентивной флоры Рязанской области // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989. С. 41—42.

Димитриев А. В., Ильминских Н. Г. Новые заносные растения во флоре Чувашии // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1007—1008.

Игнатов М. С., Макаров В. В. Новости адвентивной флоры Московской области // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1984. Вып. 132. С. 49—51.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Мос-

ковской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—105, 180—187.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В., Швецов А. Н. Флористические находки на железных дорогах Московской области // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1983. Вып. 129. С. 43—48.

Коваленко С. Г., Ружицкая И. П., Петрик С. П. Новые находки *Euphorbia dentata* в Причерноморье // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1992. Вып. 163. С. 62.

Коваленко С. Г., Петрик С. П., Ружицька І. П., Васильева-Немерцалова Т. В. Нові види синантропноі флори м. Одеси та причорноморських портів // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50. № 1. С. 114—116.

Кононов В. Н., Шабанова Г. А. Новые и редкие виды флоры Молдавии н их охрана // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 6. С. 908—912.

Котов М. И. Род Клоповник — *Lepidium* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 56—61.

Кушхов А. Х. Новинки адвентивной флоры для КБ АССР и сопредельных территорий // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989. С. 77—78.

Лукина Е. В. Об адвентивных видах флоры Горьковской области // Там же. 1989. С. 42—44.

Лякавичюс А. А., Гуджинскас З. А., Мотекайтите В. П. Неофиты во флоре Литвы // Там же. 1989. С. 22—24.

Майоров С. Р., Волоснова Л. Ф., Дараган Е. А. Новые флористические находки в Калужской областн // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 6. С. 118—122.

Майтулина Ю. К. Новые и редкие адвентивные растения Вологодской области // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1984. Вып. 132. С. 45—46.

Макаров В. В., Игнатов М. С. К адвентивной флоре г. Москвы // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1983. Вып. 127. С. 38—42.

Малышева В. Г. К адвентивной флоре Калининской области // Экология растительности южной тайги. Калинин, 1979. С. 48—54.

Малышева В. Г. Новые данные по адвентивной флоре Калининской области // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 100—104.

Мартыненко В. А. Адвентивные растения таежной зоны Коми АССР // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера. Сыктывкар, 1990. С. 7—15. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 108).

Матвеев В. И., Устинова А. А. К изучению адвентивной флоры Куйбышевской области // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989. С. 55—56.

Михеев А. Д. Дополнения к флоре района Кавказских Минеральных Вод // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 7. С. 973—979.

Мосякін С. Л. Флористичні знахідки на Київському Поліссі (УРСР) // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 4. С. 65—67.

Мосякин С. Л. *Rumex triangulivalvis* (*Polygonaceae*) — новый адвентивный вид флоры Украины // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 10. С. 1447—1450.

Мосякін С. Л. Доповнення та уточнення до адвентивноі флори м. Киева // Укр. бот. журн. 1991б. Т. 48. № 2. С. 54—58.

Мосякін С. Л. Нові відомості про поширення адвентивних видів родини *Poaceae* в м. Кневі // Укр. бот. журн. 1991в. Т. 48. № 3. С. 45—48.

Мосякін С. Л., Шевера М. В. *Eleusine* Gaertn. (*Poaceae*, *Cynodonteae*) — новый адвентивний рід флори Украіни // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50. № 1. С. 94—97.

Мотекайтите В. П. О местонахождении иовых и редких для Литовской ССР рудеральных видов // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 4. С. 535—538.

Мырза М. В. О некоторых редких и адвентивных растениях Молдавии // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 129—134.

Назаров М. И. Дополнения к флоре восточной части Владимирской губернии // Работы Окской биол. станции. 1928. Т. 5. Вып. 2-3. С. 161—168.

Нечаева Т. И. К познанию адвентивной флоры Владивостока // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1976. Вып. 102. С. 40—44.

Нечаева Т. И. Адвентивная флора Приморского края // Комаровские чтения. Вып. 31. Владивосток, 1984. С. 44—88.

Октябрева Н. Б. Род Полевка — *Myagrum* L. // Определитель растений Мещеры. Ч. 1. М., 1986. С. 195.

Октябрева Н. Б., Чичев А. В. Об адвентивной флоре восточных районов Московской области // Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов Московской области. М., 1977. С. 98—99.

Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Л., 1981. 376 с.

Папченков В. Г., Димитриев А. В. Новые и редкие виды заносных растений автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 547—553.

Протопопова В. В. Род Коммелина — *Commelina* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 220.

Проханов Я. И. Род Молочай — *Euphorbia* L. // Флора СССР. М.—Л., 1949. Т. 14. С. 304—495.

Пузырев А. Н. Дополнение к адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 2. С. 268—271.

Пузырев А. Н. Новые находки адвентивных злаков (*Poaceae*) в Удмуртии (Россия) // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50. № 3. С. 128—130.

Силаева Т. Б. О новых адвентивных видах флоры Мордовии // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989. С. 36—38, 44—45.

Табака Л., Гаврилова Г., Фатаре И. Флора сосудистых растеиий Латвийской ССР. Рига, 1988. 196 с.

Третьяков Д. И. Новые заносные виды растений во флоре Белоруссни // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 6. С. 903—910.

Третьяков Д. И. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Белоруссии // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 255—266.

Туганаев В. В., Ефимова Т. П., Тычин В. А. Растения-иммиграиты Удмуртии (исследования 1974—1977 гг.) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 10. С. 1510—1513.

Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск, 1988. 128 с.

Фатаре И. Я., Гаврилова Г. Б. Редкие виды растений // Флора и растительность Латвийской ССР. Восточно-Латвийский геоботанический район. Рига, 1985. С. 141—154.

Хохряков А. П. Изменения и дополнения к флоре Аджарии // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1992. Вып. 163. С. 49—57.

Цвелев Н. Н. Род Колеостефус — *Coleostephus* Cass. // Флора СССР. М.—Л., 1961. Т. 26. С. 146—147.

Цвелев Н. Н. Род Спороболл — *Sporobolus* R. Br. // Злаки СССР. Л., 1976а. С. 645.

Цвелев Н. Н. Флористические новинки в Ленинградской области // Нов. сист. высш. раст. 1976б. Т. 13. С. 278—284.

Цвелев Н. Н. О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 244—255.

Цвелев Н. Н. Заметки о некоторых видах европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1985. Т. 22. С. 266—276.

Цвелев Н. Н. О некоторых видах растений из европейской части СССР и Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. 1988. Т. 25. С. 183—190.

Цвелев Н. Н., Бочкин В. Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 99—106.

Чичев А. В. Род Марь — *Chenopodium* L. // Определитель растений Мещеры. Ч. I. М., 1986. С. 154—156.

Шереметьева И. С. Находки адвентивных растений в Тульской области // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989. С. 38—39.

Шилов М. П., Шилова Т. Н., Богданова М. А. Новые заносные растения во флоре Ивановской области // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989а. С. 28—29.

Шилов М. П., Шилова Т. Н., Борисова Е. А. Адвентивные растения во флоре города Иваново // Там же. 1989б. С. 26—28.

Шулц А. А. Адвентивные растения как засорители агроценозов и рудеральных мест в Латвии // Охрана природы в Латвийской ССР. Рига, 1972. С. 79—102.

Шулц А. А. Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1445—1454.

Mosyakin S. L. New and noteworthy alien species of *Artemisia* L. (*Asteraceae*) in the Ukrainian SSR // Укр. бот. журн. 1990. Т. 47. № 7. С. 10—13.

Mosyakin S. L. Preliminary list of recent additions to the alien flora of the Ukraine // Укр. бот. журн. 1991. Т. 48. № 4. С. 28—34.

Natkevičaité-Ivanauskiene M. Veronica L. // Lietuvos TSR Flora. Vilnius, 1976. T. 5. S. 434—461.

Rostański K., Sowa R. Alfabetyczny wykaz efemerofitów Polski // Fragmenta Floristica et Geobotanica. 1986—1987. Ann. 31-32. Pars 1-2. S. 151—206.

Институт экспериментальной ботаники
АН Белоруссии
Минск

Получено 23 X 1995

SUMMARY

The ecological and geographical characteristics of 30 species from Russia (14 species from Smolensk, 6 from St. Petersburg and Leningrad region, and 3 from Krasnodar region) are given for the first time, these species represent 26 genera and 13 families. The data on the distribution and habitats of these species are presented.

УДК 581.9 (571.16)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 5

© Е. Я. Мульдияров, А. И. Пяк, А. Л. Эбель

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ ВИДЫ МОХООБРАЗНЫХ И СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

E. Ya. MULDIYAROV, A. I. PYAK, A. L. EBEL. THE NEW SPECIES OF MOSSES AND VASCULAR PLANTS FOR FLORA OF THE TOMSK REGION

Сообщается о найденных 15 видах листостебельных мхов и 11 видах сосудистых растений, новых для территории Томской обл.

Несмотря на то что исследования растительного покрова Томской обл. продолжаются в течение более 100 лет и связаны с открытием первого в Сибири Томского университета, эта территория до сих пор остается относительно слабо изученной, а сведения о флоре отрывочные н неполные (Крылов, 1927—1949; Ревердатто, 1931; Сергиевская, 1961—1964; Шумилова, 1962, и др.). Только в последние годы в Томской обл. стали проводиться специальные флористические исследования, результаты которых были опубликованы (Мульдияров, 1990; Пяк, 1991, 1992; Вылцан, 1994).

В результате продолжения этих исследований выявлены 15 видов мохообразных и 11 видов сосудистых растений, новых для Томской обл. Почти все сборы мхов сделаны совместно Е. Д. Лапшиной и Е. Я. Мульдияровым, обработка мхов выполнена Мульдияровым. Сосудистые растения собрали и определили А. И. Пяк и А. Л. Эбель. В списке видов названия сосудистых растений даны преимущественно по сводке С. К. Черепанова (1981), а названия мохообразных — по работе А. Л. Абрамовой с соавт. (1961) с учетом последних номенклатурных изменений.

Сборы сосудистых растений хранятся в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК), а мохообразных — в лаборатории биогеоценологии Научно-исследовательского института биологии и биофизики при Томском государственном университете; дублеты переданы в LE.

Amblystegium saxatile Schimp. (*Campylium radicale* (P. Beauv.) Grout). В пойме р. Оби, на Обском болоте, 1989 г.; в прирусловых лесах на почве и покрытом аллювием колоднике; у оснований кустарников и на кочках ивово-кочкарноосоковых болот. Изредка.

Bryum intermedium (Brid.) Bland. Окр. пос. Красный яр, пойма р. Оби, 1994 г.; на березово-ивово-кочкарноосоковых болотах в пойме р. Оби, на кочках, приствольных повышениях и их склонах, на основаниях стволов деревьев и кустарников,

совместно с другими мхами или в виде чистых рыхлых дернин, но чаще вместе с *Fissidens viridulus* Wahlenb., *Chiloscyphus pallescens* (Hoffm.) Dum., *Leskea polycarpa* Hedw. Нередко.

Entodon schleicheri (Schimp.) Demeter. Окр. пос. Красный яр, в прирусловом лесу в пойме р. Оби, 1994 г.; на коре тополя ниже уровня затопления, вместе с *Leskea polycarpa* и *Amblystegium serpens* (Hedw.) B. S. G. Вероятно, внедряется с юга, с гор. Очень редко.

Homomallium incurvatum (Brid.) Loeske. Северо-восточные окр. г. Томска, в крупнотравном осиновом лесу на коре осины, на высоте до 1.5 м, 1990 г. Редко.

Hygrohypnum luridum (Hedw.) Jenn. Окр. пос. Красный яр, пойма р. Оби, 1994 г.; в воде ручья, вытекающего из старичного озера. Редко.

Hylocomium pyrenaicum (Spruce) Lindb. Окр. пос. Ягодное, междуречье Кети и Улуюла, в напочвенном покрове сосняка бруснично-зеленомошного в виде примеси к дернине *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., 1979 г. Очень редко.

Meesia uliginosa Hedw. Окр. пос. Красный яр, пойма р. Оби, на притеррасном березово-ивово-кочкарноосоковом болоте; Первомайский р-н, с. Тарбеево, в заболоченном лесу вокруг котловинного верхового болота на террасе р. Чулым, 1974 г. Редко.

Mnium curvatulum (Linb.) Limpr. (*Plagiomnium curvatulum* (Limpr.) Schljak.). Окр. пос. Красный яр, правобережная терраса р. Оби, 1994 г.; на древесно-травяно-сфагновом приозерном болоте. Характерный для арктических районов вид, редкий в лесной зоне, где он замещается близким видом *M. medium* Bruch et Schimp.

Phascum cuspidatum Hedw. Томский р-н, между пос. Аникино и с. Коларово, на открытых, чаще всего нарушенных участках, по кромке обрыва Томского кряжа к р. Томи, 1992 г. Встречается группами и пятнами на карбонатных почвах, обычно в комплексе с такими же редкими, большей частью степными видами: *Pottia intermedia* (Turn.) Furnr., *Encalypta vulgaris* Hedw., *Tortula mucronifolia* Schwaegr., *Barbula fallax* Hedw., *B. unguiculata* Hedw. и др.

Pohlia alba Lindb. et Arn. Окр. пос. Красный яр, обнажения коренного правого берега р. Оби, 1994 г.; на сыром суглинистом грунте (в тени) в виде мелких пятен низких рыхлых дерновинок, состоящих из женских особей. Собранные в августе растения были без спорогонов. Очень редкий сибирский вид, известный из нескольких пунктов, находящихся восточнее р. Енисей (Абрамова и др., 1961).

P. cruda (Hedw.) Lindb. Окр. пос. Красный яр, пойма р. Оби, в прирусловом ивовом лесу на валежинах поверх аллювия, 1994 г.; чаще всего растет вместе с *Fissidens viridulus*, *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Amblystegium serpens* и др. Вероятно, вид имеет довольно широкое распространение: в старых (геоботанических) сборах он отмечен как *Pohlia* sp. или определен ошибочно как *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb.

Pseudoleskea incurvata (Hedw.) Loeske (*Lescuraea incurvata* (Hedw.) Lawt.). На южном отрезке поймы р. Оби: о-в Барковский, 1983 г.; окр. пос. Красный яр, 1994 г.; на основаниях стволов и на коре деревьев ниже линии затопления в прирусловых ивовых и ивово-тополевых лесах. Встречается в виде примеси к дернине *Leskea polycarpa*.

Pterygoneuron subsessile (Brid.) Jur. Томский р-н, между пос. Аникино и с. Коларово, на сухих открытых участках, по кромке обрыва Томского кряжа к р. Томи, 1990 г. Встречается мелкими группами на почве. По данным Л. В. Бардунова (1989), этот степной вид известен лишь из нескольких местонахождений, расположенных восточнее р. Енисей, следовательно, для Западной Сибири приводится впервые.

Sphagnum lenense H. Lindb. На северо-востоке области, в бассейне р. Тым, 1985 г. Собран В. А. Базановым на грядах, кочках и буграх верховых комплексных болот. Вид широко распространен в Арктике вплоть до лесотундры и северной тайги, южнее замещается *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr. и лишь изредка встречается в его дернине.

S. quinquefarium (Lindb.) Warnst. Окр. пос. Красный яр, вceграх р. Чулым, 1979 г., на древесно-травяно-сфагновом приозерном болоте. Встречается как незна-

чительная примесь к *S. centrale* C. Jens., *S. girgensohnii* Russ., *S. warnstorfii* Russ. Редкий горный вид, обнаруженный только на юге области, в пределах подзоны южной тайги.

Chrysosplenium sibiricum (Ser.) Charkev. В истоках правых притоков р. Томи (Ушайка, Басандайка, Тугояговка) на выположенной водораздельной части Томского кряжа, по берегам переувлажненных закустаренных ручьев, местами в значительном обилии.

Corispermum hyssopifolium L. На песчаных отмелях островов рек Томи и Оби. Образует небольшие заросли. По устному сообщению М. Н. Ломоносовой, в последние годы этот вид активно расселяется в южных районах Западной Сибири.

C. sibiricum Iljin. Вид в последние годы широко распространился по песчаным и галечниковым экотопам в поймах рек Оби и Томи. В настоящее время наблюдается массовое его расселение в антропогенных местообитаниях, особенно вдоль дорог.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. На скальных обнажениях правого берега р. Тугояговки (правого притока р. Томи). Микропопуляция этого вида довольно хорошо развита и представлена особями разного возраста. Поскольку площадь обнажений невелика (около 25—30 м^2), требуются специальные меры по его охране.

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray. Культивируется в качестве декоративного растения. Вид часто дичает и сорничает в огородах и мусорных местах.

Galinsoga parviflora Cav. Г. Томск, в большом количестве на цветочной клумбе в качестве сорняка, попавшего сюда вместе с посевным материалом. Впервые был обнаружен в г. Томске в 1992 г. на рудеральном местообитании, 1994 г. Позднее в связи с ремонтными работами эта популяция была уничтожена.

Helianthus tuberosus L. Культивируется. В последние годы этот вид дичает и распространяется по мусорным местам.

Primula nutans Georgi. На злаково-разнотравных лугах в пойме р. Томи. Горностепной вид с широким ареалом. В Томской обл. встречается очень редко.

Rorippa sylvestris (L.) Bess. На сырых песчаных отмелях и на заливных лугах островов р. Оби. Встречается редко. Впервые обнаружен в 1981 г. в районе Биостанции Томского университета (окр. с. Киреевска). Повторно собран там же в 1994 г. Вид широко распространен в Европе, в Сибири же встречается редко. Известны несколько местонахождений в Алтайском крае и одно — на юге Красноярского края (Доронькин, 1994).

Senecio congestus (R. Br.) DC. На песчаных отмелях островов р. Оби. Встречается редко, единичными экземплярами.

Veronica persica Poir. На улицах г. Томска, встречается в качестве рудерального растения. Вид широко распространен в рудеральных местообитаниях в Европе и Средней Азии (Никитин, 1983). На территории Сибири ранее не был известен. У большей части особей обнаруженной популяции в начале октября имелись вполне зрелые семена, что позволяет предположить возможность натурализации этого вида в Томской обл.

Авторы благодарны Л. В. Бардунову и М. Н. Ломоносовой за помощь в определении некоторых видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.—Л., 1961. 714 с.

Бардунов Л. В. Аридные виды во флоре мхов Южной Сибири // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 30—36.

Вылцан Н. Ф. Определитель растеиий Томской области. Томск, 1994. 301 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Т. 1—11. Томск, 1927—1949. 3070 с.

Мульдияров Е. Я. Определитель листостебельных мхов Томской области. Уч. пособие. Томск, 1990. 208 с.

Никитин В. В. Сорные растения флоры СССР. Л., 1983. 454 с.

Пяк А. И. Новые и редкие виды растений для Томской области // Сиб. биол. журн. 1991. № 2. С. 26—28.

Пяк А. И. Флора юго-востока Томской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1992. 16 с.

Ревердатто В. В. Растительность Сибири // Естественноисторические условия сельскохозяйственного производства Сибири. Новосибирск, 1931. Ч. 3. С. 1—174.

Сергиевская Л. П. Флора Западной Сибири. Т. 12. Ч. 1, 2. Томск, 1961—1964. С. 3071—3550.

Доронькин В. М. Род *Rorippa* — Жерушник // Флора Сибири. Т. 7. *Berberidaceae—Grossulariaceae*. Новосибирск, 1994. С. 73—76.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Уч. пособие. Томск, 1962. 440 с.

Томский государственный университет

Получено 29 V 1995

SUMMARY

The list includes 15 species of mosses and 11 species of vascular plants.

УДК 581.9 (571.621)

Бот. журн., 1996 г., т. 81. № 5

© Г. А. Белая, В. Л. Морозов, Т. А. Рубцова

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ

G. A. BELAYA, V. L. MOROZOV, T. A. RUBTSOVA. ADDITION TO THE FLORA OF JEWISH AUTONOMOUS REGION

Сообщается о 64 не отмеченных ранее для флоры Еврейской автономной области сосудистых растениях, из которых первые 11 найдены авторами, а остальные установлены по литературным данным и имеющемуся гербарному материалу.

При составлении флоры сосудистых растений Еврейской автономной области (ЕАО) (Белая, 1994) были использованы сборы гербария В. Л. Комарова и материалы других ботаников, приведенные во «Флоре Маньчжурии» (Комаров, 1901, 1903—1904, 1905—1907), а также фундаментальные работы В. Н. Васильева (1937) и С. И. Данилова (1937). В 1957, 1960 и 1961 гг. Г. Э. Куренцовой (1963, 1967) и В. Л. Морозовым выполнено геоботаническое картирование всей территории ЕАО. Большой материал был взят из сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985, 1987, 1988, 1989, 1991, 1992). После критического анализа 1066 видов, вошедших в аннотированный список видов сосудистых растений ЕАО (Белая, 1994), у нас остался список, содержащий более 40 видов, требующих проверки таксономической принадлежности и местонахождения. Полевые работы и собственные наблюдения позволили добавить к «Флоре сосудистых растений Еврейской автономной области» (Белая, 1994) следующие находки.[1]

Aconitum ambiguum Reichenb. ЕАО, Облученский р-н, в 5 км к юго-западу от пос. Кульдур, долина р. Кульдур, березово-осиновый лес на склоне сопки, 21 VII 1994, Т. Рубцова.

Cornopteris crenulatoserrulata (Makino) Nakai. ЕАО, Октябрьский р-н, окр. с. Помпеевка, дубняк в долине р. Амур, 15 VII 1994, Т. Рубцова.

---

[1] Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981) с учетом изменений, введенных авторами обработок многотомника «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985, 1987, 1988, 1989, 1991, 1992).

Leptopyrum fumarioides (L.) Reichenb. ЕАО, окр. г. Биробиджана, лиственный лес в долине р. Биры, 25 VI 1994, Л. Бочкарева.

Platanthera extremiorientalis Nevski. ЕАО, окр. г. Биробиджана, лиственный лес в долине р. Биры, 25 VI 1994, О. Стародуб.

P. ophrydioides Fr. Schmidt. ЕАО, Октябрьский р-н, окр. с. Помпеевка, долина р. Помпеевки (нижнее течение), разнотравно-вейниково-осоковый кочковатый луг, 14 VII 1994, Т. Рубцова.

Potentilla argentea L. ЕАО, окр. г. Биробиджана, берег р. Биры, на луговых полянах среди кустарниковых зарослей, 1 VII 1995, Г. Белая, В. Морозов.

P. norvegica L. ЕАО, Октябрьский р-н, окр. с. Помпеевка, долина р. Помпеевки (нижнее течение), разнотравно-вейниково-осоковый кочковатый закустаренный луг, 14 VII 1994, Т. Рубцова.

Rhamnus ussuriensis Ja. Vassil. ЕАО, окр. г. Биробиджана, лиственный лес в долине р. Биры, 5 VII 1994, Т. Рубцова.

Scutellaria krasevii Kom. et Schischk. ex Juz. ЕАО, Октябрьский р-н, окр. с. Помпеевка, долина р. Помпеевки (нижнее течение), разнотравно-вейниково-осоковый кочковатый закустаренный луг, 14 VII 1994, Т. Рубцова.

Silene koreana Kom. ЕАО, окр. г. Биробиджана, дубняк, 25 VI 1994, Т. Рубцова.

Tripleurospermum inodorum (L.) Sch. Bip. ЕАО, Октябрьский р-н, с. Помпеевка, сорное, 14 VII 1994, Т. Рубцова.

В результате работы с дополнительными литературными источниками (Бойко, Старченко, 1981; Исайкина, 1981; Щербова, Шеметова, 1981; Сосудистые растения..., 1985, 1987, 1988, 1989, 1991, 1992) для флоры области нами были выявлены еще 53 вида сосудистых растений.

Acetosa thyrsiflora (Fingerh.) A. et D. Löve. На лугах, галечниках, у дорог (Бойко, Старченко, 1981).

Agrostis stolonifera L. На песках, галечниках и сырых лугах (Пробатова, 1985).

Alisma plantago-aquatica L. По берегам водоемов, на болотах (Цвелев, 1987).

Aldrovanda vesiculosa L. В озерах, старицах. Спорадически. На юге области (Гельтман, 1988).

Allium anisopodium Ledeb. На сухих склонах и скалах, на песчаных и галечниковых берегах рек и озер (Баркалов, 1987).

A. maackii (Maxim.) Prokh. et Kom. В лиственничных и елово-лиственничных лесах (Баркалов, 1987).

Alopecurus longiaristatus Maxim. По берегам водоемов (Пробатова, 1985).

Ambrosia artemisiifolia L. По обочинам дорог, вдоль канав, вблизи сельскохозяйственных построек, на залежах, реже — на суходольных лугах (Баркалов, 1992).

Ampelopsis brevipedunculata (Maxim.) Trautv. В осветленных лесах и кустарниках (хр. Чурки; Исайкина, 1981).

Aquilegia viridiflora Pall. На сухих пологих склонах (Бойко, Старченко, 1981).

Arctium lappa L. Заносное, в сырых местах, по залежам. Часто (Баркалов, 1992).

Aristolochia contorta Bunge. Вблизи оз. Вертопрашиха, севернее Ленинска (личное сообщение Н. С. Пробатовой).

Arthraxon langsdorffii (Trin.) Roshev. По берегам водоемов (Пробатова, 1985).

Artemisia lagocephala (Bess.) DC. На песках и галечниках (Коробков, 1992).

A. macilenta (Maxim.) Krasch. На сухих каменистых горных склонах, в зарослях кустарников, по краю разреженных дубовых лесов, на склонах (Коробков, 1992).

Bromopsis inermis (Leys.) Holub. На залежах, пустырях, у дорог (Пробатова, 1985).

Calamagrostis amurensis Probat. В долинных лесах, на опушках и вырубках (Пробатова, 1985).

Carex latisquamea Kom. На сырых лугах, в пойменных кустарниках. По р. Амур, на юге области (Кожевников, 1988).

Ceratochloa cathartica (Vahl.) Herter. На ж.-д. насыпях и у жилья (Пробатова, 1985).

Chenopodium acuminatum Willd. На ж.-д. насыпях (Игнатов, 1988).

Corydalis sibirica (L. fil.) Pers. На галечниках, в долинах рек (долина р. Кульдур; Безделева, 1987).

Cynoctonum purpureum (Pall.) Pobed. На сухих склонах, в дубняках (Павлова, 1991).

Dontostemon integrifolius (L.) C. A. Mey. На сухих склонах и на песчаных берегах (Бойко, Старченко, 1981).

Equisetum variegatum Schleich. ex Web. et Mohr. В долинных лесах, среди кустарников (Воробьев, 1987).

Galium verum L. На остепненных лугах, каменистых россыпях, скалах, на полянах и опушках, в сухих разреженных лесах, на гарях и галечниках (Петелин, 1991).

Gueldenstaedtia verna (Georgi) Boriss. На сухих склонах и песчаных отложениях в поймах рек (Бойко, Старченко, 1981).

Hackelia deflexa (Wahlenb.) Opiz. В лесах, в затененных местах (Старченко, 1991).

Inula japonica Thunb. На сырых разнотравиых и вейниковых лугах, в пойменных редколесьях и ивняках (верховье р. Кульдур; Баркалов, 1992).

Iris humilis Georgi. На сухих склонах и остепненных лугах (Павлова, 1987).

Juncus leschenaultii J. Gray ex Laharpe. По берегам водоемов (Новиков, 1985).

Lolium rigidum Gaudin. На ж.-д. насыпях, в сорных местах, у дорог (Пробатова, 1985).

Lonicera maackii (Rupr.) Herd. В лиственных лесах, в долинах рек, на богатой почве (Недолужко, 1987).

Panicum bisulcatum Thunb. По берегам рек и водоемов (Пробатова, 1985).

Pardanthopsis dichotoma (Pall.) Lenz. На суходольных лугах (Бойко, Старченко, 1981).

Pedicularis striata Pall. На суходольных лугах и в лесах, на сухих склонах (Бойко, Старченко, 1981).

P. verticillata L. По берегам рек и ручьев (Иванина, 1991).

Pleuropogon sabinii R. Br. По берегам озер и болот (Пробатова, 1985).

Potentilla centigrana Maxim. В прирусловом ельнике в долине р. Кульдур (Щербова, Шеметова, 1981).

P. cryptotaeniae Maxim. ЕАО, у Хинганского зимовья, 3 VIII 1895 (Комаров, 1903—1904); ЕАО, Октябрьский р-н, окр. с. Помпеевка, сухой дубняк с леспедецией на низкогорье, 14 VII 1994, Т. Рубцова.

Puccinellia distans (Jacq.) Parl. У дорог и жилья (Пробатова, 1985).

P. hauptiana V. Krecz. На песках и галечниках, у дорог и жилья (Пробатова, 1985).

Pulsatilla turczaninovii Kryl. et Serg. На сухих склонах (Бойко, Старченко, 1981).

Stellaria cherleriae (Fisch. ex Ser.) F. Williams. На сухих каменистых пологих склонах (Бойко, Старченко, 1981).

S. dichotoma L. На сухих каменистых склонах (Бойко, Старченко, 1981).

Taraxacum multisectum Kitag. На лугах, приречных песках и галечниках, у дорог (Цвелев, 1992).

T. ussuriense Kom. На лугах, лесных полянах, у дорог и в населенных пунктах (Цвелев, 1992).

Tripolium vulgare Nees. На заливных пойменных лугах и прибрежных лесных полосах (Баркалов, 1992).

Truellum maackianum (Regel) Sojak. По берегам водоемов, на болотах и заболоченных лугах (ст. Приамурская; Цвелев, 1989).

T. nipponense (Makino) Sojak. На болотах и заболоченных лугах (Цвелев, 1989).

Veratrum lobelianum Bernh. На пойменных и лесных лугах (Баркалов, 1987).

Xanthium albinum (Widd.) H. Scholz. По обочинам дорог и у жилья (Баркалов, 1992).

X. sibiricum Patrin ex Widd. У дорог, на полях, пустырях, вблизи жилья (Баркалов, 1992).

Zigadenus sibiricus (L.) A. Gray. Среди кустарников и на лугах (Баркалов, 1987).

Итак, в списке сосудистых растений ЕАО насчитывается 1129 видов, 496 родов и 131 семейство, из них 175 видов нуждаются в охране (последние приведены в монографии Г. А. Белой (1994)).

Гербарные образцы флористических находок хранятся на кафедре естествознания Биробиджанского государственного педагогического института, дубликаты переданы в LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю. Сем. Безвременниковые; сем. Луковые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 346—359, 376—393.

Баркалов В. Ю. Роды Амброзия, Дурнишник, Солончаковая астра, Девясил, Лопух, Репейник // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1992. Т. 6. С. 39—44, 91, 190—194, 249—253.

Безделева Т. А. Сем. Маковые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 37—69.

Белая Г. А. Флора сосудистых растений Еврейской автономной области. Аннотированный список видов. Владивосток, 1994. 108 с.

Бойко Э. В., Старченко В. М. Флористические находки в бассейне Амура // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1981. № 10. Вып. 2. С. 3—7.

Васильев В. Н. Растительный покров Малого Хингана // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. бот. 1937. Т. 2. С. 103—272.

Воробьев Д. П. Сем. Хвощевые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 9—14.

Гельтман Д. В. Семейство Росянковые // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 165—166.

Данилов С. И. Динамика вегетации луговой растительности Биро-Биджана под влиянием выпаса // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. бот. 1937. Т. 2. С. 375—531.

Иванина Л. И. Сем. Норичниковые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1991. Т. 5. С. 287—371.

Игнатов М. С. Сем. Маревые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 15—37.

Исайкина А. П. О находке *Ampelopsis brevipedunculata* (Maxim.) Trautv. в Еврейской автономной области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 3. С. 95—96.

Кожевников А. Е. Сем. Сытевые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 175—403.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. (В 3 томах). СПб., 1901. Т. 1. 599 с.; 1903—1904. Т. 2. Вып. 1, 2. 777 с.; 1905—1907. Т. 3. Вып. 1, 2. 853 с.

Коробков А. А. Род Полынь // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1992. Т. 6. С. 120—161.

Куренцова Г. Э. Карта растительности Еврейской автономной области. М. 1 : 300 000. Хабаровск, 1963.

Куренцова Г. Э. Очерк растительности Еврейской автономной области. Владивосток, 1967. 63 с.

Недолужко В. А. Сем. Жимолостевые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 277—301.

Новиков В. С. Сем. Ситниковые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 57—88.

Павлова Н. С. Касатиковые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 414—426.

Павлова Н. С. Сем. Ластовниковые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1991. Т. 5. С. 234—243.

Петелин Д. А. Сем. Мареновые // Там же. 1991. С. 212—234.

Пробатова Н. С. Сем. Мятликовые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 82—382.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. 398 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; 1992. Т. 6. 428 с.

Старченко В. М. Сем. Бурачниковые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1991. Т. 5. С. 254—276.

Цвелев Н. Н. Сем. Частуховые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 303—309.

Цвелев Н. Н. Сем. Гречиховые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 25—122.

Цвелев Н. Н. Род Одуванчик // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1992. Т. 6. С. 356—409.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Щербова М. А., Шеметова Н. С. Новые местонахождения редких видов растений на территории Хабаровского края // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1981. № 10. Вып. 2. С. 7—9.

Институт комплексного анализа
региональных проблем ДВО РАН
Биробиджан
Биробиджанский государственный
педагогический институт

Получено 17 IV 1995

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35(571.6)

© Н. С. Пробатова, Э. Г. Рудыка, А. П. Соколовская

ЧИСЛА ХРОМОСОМ СИНАНТРОПНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

N. S. PROBATOVA, E. G. RUDYKA, A. P. SOKOLOVSKAYA. CHROMOSOME NUMBERS IN SYNANTHROPIC PLANTS FROM THE RUSSIAN FAR EAST

Определены числа хромосом у 48 видов синантропной флоры из 39 родов (16 семейств).

Бóльшая часть изученных видов — адвентивный компонент флоры Дальневосточного региона. Ряд определений выполнен для региона впервые. Числа хромосом с отметкой (*Э. Р.*) определила Э. Г. Рудыка, остальные — А. П. Соколовская.[1] Растения идентифицировала Н. С. Пробатова (кроме особо указанных случаев). Подтверждающие гербарные образцы хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте Дальневосточного отделения РАН, г. Владивосток.

Asteraceae

Ambrosia artemisiifolia L., **2n = 36**. Приморский край, Уссурийский р-н, обочина трассы в 14 км от г. Уссурийска в направлении к г. Владивостоку, 1986 г., № 6708, Пробатова, Рудыка.

Centaurea jacea L., **2n = 44** (*Э. Р.*). Приморский край, Черниговский р-н, с. Грибное, 1994 г., № 7175, Лапенко.

C. pseudomaculosa Dobrocz. (опр. В. Ю. Баркалов), **2n = 18** (*Э. Р.*). Хабаровский край, г. Хабаровск, Воронежские высоты, обочина гравийной дороги, 1992 г., № 7151, Антонова.

Cotula coronopifolia L., **2n = 20**. О-в Сахалин, Анивский р-н, окр. с. Песчанское близ г. Анива, 1982 г., № 6180, Пробатова, Рудыка.

Galinsoga parviflora Cav., **2n = 16**. Хабаровский край, левобережье р. Амур в 12 км от г. Хабаровска, песчаный остров между протоками Пензенская и Бешеная, 1980 г., № 6487, Пробатова.

Pilosella aurantiaca (L.) F. Schultz et Sch. Bip. (*Hieracium aurantiacum* L.), **2n = = 36**. О-в Сахалин, Анивский р-н, окр. г. Анива, послелесные участки между шоссе и ж.-д. путями близ с. Песчанское, 1982 г., № 6248, Пробатова, Рудыка.

Rudbeckia hirta L., **2n = 38**. Приморский край, залив Петра Великого, о-в Рейнеке, луг на склоне в центральной части острова, 1977 г., № 4808, Пробатова, Рудыка.

Saussurea amara (L.) DC., **2n = 26** (*Э. Р.*). Хабаровский край, ст. Хабаровск-II, вдоль ж.-д. полотна, 1994 г., № 7157, Антонова.

Sonchus oleraceus L., **2n = 32** (*Э. Р.*). Приморский край, г. Владивосток, сорное на пустыре по ул. Кирова, 1987 г., № 6835, Пробатова.

S. uliginosus Bieb. (*S. arvensis* L. subsp. *uliginosus* (Bieb.) Nym.), **2n = 36** (*Э. Р.*).

[1] Числа хромосом определялись А. П. Соколовской одновременно со сбором гербария.

Хабаровский край, обочина шоссе Бычиха—Казакевичево, 5-й км, 1993 г., № 7156, Пробатова.

Xanthium albinum (Widd.) H. Scholz (опр. В. Ю. Баркалов), **2n = 36** (*Э. Р.*). Хабаровский край, сорное в пос. Казакевичево, 1993 г., № 7154, Пробатова.

Boraginaceae

Amsinckia micrantha Suksdorf (*A. menziesii* auct.), **2n = 16** (*Э. Р.*). Приморский край, г. Находка, на ж.-д. путях ст. Бархатная, 1989 г., № 7111, Нечаева.

Brassicaceae

Lepidium densiflorum Schrad., **2n = 32**. Амурская обл., Мазановский р-н, обочина дороги в окр. с. Новокиевский Увал, 1976 г., № 4569, Пробатова.

L. ruderale L., **2n = 16**. Приморский край, Надеждинский р-н, у дороги в с. Тереховка, 1983 г., № 6303, Пробатова, Рудыка.

Caryophyllaceae

Melandrium album (Mill.) Garcke, **2n = 24** (*Э. Р.*). Курильские о-ва, о-в Кунашир, заповедник «Курильский», у дома на кордоне «Кипящее», 1987 г., № 6865, Пробатова.

Spergula arvensis L., **2n = 18**. Хабаровский край, окр. с. Сарапульское, щебнистый берег р. Амур, 1979 г., № 5610, Селедец.

Stellaria media (L.) Vill., **2n = 42**. Курильские о-ва: о-в Парамушир, бухта Шелихова, галечный берег озера к северо-востоку от мыса Черный, 1979 г., № 5654, Баркалов; о-в Шумшу, мыс Курбатова, на обочине дороги, 1979 г., № 5655, Науменко.

Clusiaceae

Hypericum perforatum L., **2n = 32**. Приморский край, Шкотовский р-н, на залежи вдоль ж.-д. полотна в окр. с. Анисимовка, 1992 г., № 7040, Рудыка.

Convolvulaceae

Ipomoea lacunosa L., **2n = 30** (*Э. Р.*). Приморский край, г. Находка, на ж.-д. путях, 1990 г., № 7114, Нечаева.

Geraniaceae

Geranium sibiricum L., **2n = 28**. О-в Сахалин, в 30 км от г. Южно-Сахалинска в направлении к г. Холмску, у дороги в окр. ж.-д. ст. Перевал, 1982 г., № 6173, Пробатова, Рудыка.

Juncaceae

Juncus tenuis Willd. (опр. В. С. Новиков), **2n = ca. 60**. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. с. Тереховка, берег озера-старицы р. Раздольная, 1982 г., № 6125, Пробатова, Рудыка.

Lamiaceae

Galeopsis bifida Boenn., **2n = 32**. О-в Сахалин, в 30 км от г. Южно-Сахалинска в направлении к г. Холмску, окр. ж.-д. ст. Перевал, 1982 г., № 6132, Пробатова, Рудыка.

Salvia reflexa Hornem. (опр. М. С. Игнатов), **2n = 20** (*Э. Р.*). Приморский край, г. Находка, на ж.-д. путях, 1990 г., № 6954, Нечаева.

Malvaceae

Althaea officinalis L., **2n = 42** (*Э. Р.*). Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Таежное, сорное на участке дачного товарищества «Кипарис», 1994 г., № 7164, Пробатова. Ушедшее из культуры и самопроизвольно расселяющееся растение.

Malva mauritiana L., **2n = ca. 42**. Приморский край, Михайловский р-н, у бензоколонки в окр. с. Михайловка, 1976 г., № 6290, Буч.

M. parviflora L., **2n = 42**. Приморский край, Уссурийский р-н, окр. с. Ново-Никольское, на навозных буртах фермы совхоза «Коммунар», 1984 г., № 6710, Буч, Швыдкая.

Sida sp., **2n = 12**. Приморский край, Уссурийский р-н, окр. г. Уссурийска, в районе с. Ново-Никольское, навозные бурты фермы совхоза «Коммунар», 1986 г., № 6697, Буч, Швыдкая.

Papaveraceae

Chelidonium asiaticum (Hara) Krachulkova, **2n = 10**. Приморский край, окр. г. Владивостока: в районе ж.-д. платформы Чайка, у тропы, 1981 г., № 5990, Безделева; окр. ж.-д. ст. Океанская, на лесной территории Ботанического сада, 1981 г., № 5991, Безделева.

Plantaginaceae

Plantago asiatica L. (опр. Н. Н. Цвелев), **2n = 36**. Приморский край, залив Петра Великого, о-в Русский, окр. пос. Экипажная, 1977 г., № 5256, Пробатова, Рудыка.

P. depressa Schlecht., **2n = 12**. Амурская обл., Селемджинский р-н, в 2 км к востоку от пос. Норск, 1976 г., № 4602, Пробатова; Хабаровский край, Ульчский р-н, у пристани Богородское, 1978 г., № 5343, Пробатова, Рудыка.

Poaceae

Alopecurus geniculatus L., **2n = 28**. Приморский край, г. Владивосток, сорное на обочине дороги в Академгородке, 1977 г., № 4679, Пробатова.

Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern., **2n = 14**. Приморский край, Тернейский р-н, окр. аэропорта Пластун, 1979 г., № 5642, Пробатова; г. Находка, у ж.-д. насыпи на территории морского порта, 1979 г., № 5468, Пробатова.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth, **2n = 56**. Приморский край, Надеждинский р-н, обочина дороги в окр. ж.-д. ст. Сиреневка, 1976 г., № 4497, Пробатова.

Chloris virgata Sw., **2n = 20**. Хабаровский край, западная окраина г. Хабаровска, на ж.-д. насыпи у ст. Амур, 1976 г., № 4656, Пробатова.

Digitaria ischaemum (Schreb.) Muehl., **2n = 18** (*Э. Р.*). Хабаровский край, Большехехцирский заповедник, правый берег р. Уссури, отмели близ устья р. Чирка, 1993 г., № 7150, Пробатова.

Eragrostis cilianensis (All.) Vign.-Lut., **2n = 20** (*Э. Р.*). Приморский край, на ж.-д. путях ст. Находка, 1990 г., № 7113, Нечаева.

Eriochloa villosa (Thunb.) Kunth, **2n = 54**. Амурская обл., Мазановский р-н, обочина дороги западнее с. Новокиевский Увал, 1976 г., № 4625, Пробатова; Хабаровский край, правый берег р. Амур у г. Хабаровска, окр. ж.-д. ст. Амур, 1976 г., № 4572, Пробатова.

Poa annua L., **2n = 28**. Курильские о-ва: о-в Парамушир, окр. г. Северо-Курильска, «Старый город», сырой луг вблизи жилья, 1978 г., № 5369, Баркалов; о-в Онекотан, верховье р. Банная, на обочине дороги севернее оз. Кольцевое, 1981 г., № 6317, Баркалов.

P. compressa L., **2n = 42**. Приморский край, г. Находка, на ж.-д. насыпи в морском порту, 1979 г., № 5462, Пробатова; Хабаровский край, Еврейская автономная область, Смидовичский р-н, окр. ж.-д. ст. Волочаевка-II, у тропы по склону Волочаевской сопки, 1976 г., № 4470, Пробатова; о-в Сахалин, в 10 км от г. Южно-Сахалинска в направлении к г. Корсакову, обочина старой дороги в окр. пос. Хомутово, 1972 г., № 5634, Пробатова.

P. subcaerulea Smith, **2n = ca. 60**. П-ов Камчатка, г. Петропавловск-Камчатский, мыс Сигнальный, у тропы, 1982 г., № 6091, Пробатова, Рудыка.

Puccinellia distans (Jacq.) Parl., **2n = 42**. Приморский край, г. Владивосток, окр. ж.-д. ст. Вторая Речка, 1979 г., № 5440, Воробьев.

P. hauptiana V. Krecz., **2n = 28**. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. ж.-д. ст. Кипарисово, засоленный выбросами химикатов участок близ насыпи ветки на пос. Таежное, 1982 г., № 6044, Пробатова, Рудыка.

Примечание. Растения с сильным голубоватым налетом.

Setaria glauca (L.) Beauv., **2n = 36**. Амурская обл., Селемджинский р-н, левобережье р. Селемджа, обочина дороги в 13 км к югу от пос. Норск, 1976 г., № 4626, Пробатова.

Polygonaceae

Persicaria maculata (Rafin.) S. F. Gray, **2n = 40** (*Э. Р.*). Приморский край, Надеждинский р-н, у платформы ж.-д. ст. Кипарисово, 1994 г., № 7173, Пробатова.

Примечание. Белоцветковая форма.

P. viscofera (Makino) H. Gross ex Nakai, **2n = 24** (*Э. Р.*). Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Таежное, лесная дорога, 1988 г., № 6880, Пробатова.

Rumex angiocarpus Murb. (опр. Н. Н. Цвелев), **2n = 42**. Курильские о-ва, о-в Итуруп, на глинистом склоне в окр. пос. Рыбаки, 1982 г., № 6610, Баркалов.

Rosaceae

Fragaria nipponica Makino (опр. В. В. Якубов), **2n = 28** (*Э. Р.*). Приморский край, окр. г. Владивостока, близ ж.-д. платформы Чайка, 1981 г., № 5989, Рудыка.

Scrophulariaceae

Veronica heureka (M. A. Fisch.) Tzvel., **2n = 36** (*Э. Р.*). Приморский край, залив Петра Великого, о-в Русский, по ручью у дороги на окраине пос. Подножье, 1992 г., № 7006, Пробатова, Рудыка.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
Санкт-Петербургский государственный
университет

Получено 10 XI 1995

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 52(47 + 57)

© АЛЬФРЕД АЛЕКСЕЕВИЧ КОЛАКОВСКИЙ

(к 90-летию со дня рождения и 70-летию научной и педагогической деятельности)

I. A. ILJINSKAYA, Z. I. ADZINBA. ALFRED ALEXEEVICH KOLAKOVSKY (TO THE 90th BIRTHDAY AND 70 YEARS OF SCIENTIFIC ACTIVITY)

24 февраля 1996 г. исполнилось 90 лет заслуженному деятелю Грузии и Абхазии, члену-корреспонденту Академии наук Грузии, доктору биологических наук, профессору, члену Российского ботанического общества с 1926 г. Альфреду Алексеевичу Колаковскому — выдающемуся ботанику и палеоботанику и замечательному человеку.



А. А. — один из лучших знатоков современного растительного мира Кавказа, крупнейший специалист по его неогеновой флоре, а также по семействам буковых и колокольчиковых. Его экспедиционные маршруты покрывают все Закавказье. Его многогранные ботанические работы включают в себя и геоботанические, и флористические исследования высокогорных лугов и пастбищ как западного, так и восточного Закавказья, но основной район его исследований — Колхида. Здесь он неустанно трудится с 1934 г. В результате этих трудов растительный мир этого уникального уголка природы раскрылся во всем своем многообразии. Работы А. А. вошли в золотой фонд мировой ботанической литературы: это первое 4-томное издание «Флоры Абхазии» (1938—1949 гг.) и крупный обобщающий труд «Растительный мир Колхиды», который содержит ботанико-географическое районирование, описание основных растительных формаций и определитель растений Колхиды (около 2500 видов). А в 1980—1986 гг. А. А. публикует второе издание 4-томной «Флоры Абхазии». В Сухумском ботаническом саду (институте) он создает обширный гербарий колхидской флоры, вошедший под аббревиатурой SUCH в список важнейших гербариев мира. Не ограничиваясь всесторонним изучением современного растительного мира Колхиды, с 1949 по 1978 г. А. А. со свойственной ему энергией исследует неогеновые флоры Абхазии. В результате длительных массовых раскопок он создает совершенно уникальное, богатейшее собрание палеоботанических коллекций, которые, к сожалению, сильно пострадали во время пожара в 1986 г. в Сухумском

ботаническом саду. А. А. консультировал сотрудников совместных палеоботанических экспедиций Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР и Сухумского ботанического сада АН ГССР в 1987—1988 гг. в бассейн р. Кодора. Материалы этих экспедиций лишь в очень небольшой части возместили погибшие коллекции. А. А. открывает ранее не известный тип субтропической неогеновой флоры и доказывает его существование в Колхиде до среднего плиоцена включительно. Свои исследования он сопровождает точными описаниями, высококачественными фотографиями и документально точными авторскими рисунками. Благодаря этому для мировой палеоботаники сохранены сарматские флоры Абхазии, мэотические флоры Кодора, понтические флоры Кодора и Пицунды, киммерийские флоры Дуаба, Багажишты и Малых Ширак, позднеплиоценовая флора Сухума. А. А. организует многочисленный авторский коллектив и создает уникальный 2-томный справочник «Каталог ископаемых флор Кавказа». А. А. детально исследует семейство буковых — одно из ключевых семейств третичной флоры, в результате чего вносит много нового в диагностику родов *Fagus, Castanea* и *Quercus,* описывает род *Ushia* и обрабатывает род *Quercus* для 3-го тома «Ископаемых цветковых растений СССР». Анализируя флористические данные по Колхиде и Кавказу в целом, А. А. приходит к выводу, что в развитии флоры исключительную роль играют горные системы, и выделяет особую ботанико-географическую Средиземногорную область.[1]

С 1988 г. А. А. основное внимание сосредоточивает на изучении плодов, экологии и географии колокольчиковых (сначала в пределах Кавказа, а затем всего Восточного полушария); он разрабатывает новую систему колокольчиковых и обобщает полученные результаты в монографии «Семейство колокольчиковых» (1995). Параллельно с этим он предпринимает углубленный анализ географии и экологии семейств и родов, наиболее ярко представленных в пределах выделенной им Средиземногорной области. А. А. осуществляет инвентаризацию литофилов Колхиды и устанавливает неожиданно широкое распространение литофильности в природе.

Вместе со своими сотрудниками он проводит экспедиционные работы в Абхазии и Колхиде, собирает материал для пополнения частично сгоревшего гербария колхидской флоры, руководит работой по активному обмену с дублетным фондом БИН РАН и в результате добивается полного восстановления уникального гербария.

Анализируя последние данные по флоре Кавказа, А. А. устанавливает, что эндемизм этого региона более высок, чем это считалось до настоящего времени.

Стремясь сделать как можно более доступным знакомство с флорой Абхазии, А. А. подготовил к печати «Определитель растений Абхазии» как пособие для студентов вузов.

А. А. считает, что человечество в долгу перед миром растений, так как уничтожает его, не считаясь с тем, что это основа жизни на Земле, в том числе и для человечества. Как и в предыдущие годы, А. А. уделяет значительное внимание работе по охране растительного мира, являясь председателем Комитета Научного совета заповедников Абхазии, координируя их научную тематику и консультируя научных работников заповедников.

Во время войны в Абхазии в 1992—1993 гг. А. А. находился в блокированном Сухуми и, невзирая на нищету, голод, холод и непрерывные артобстрелы, он продолжал работу над монографией по семейству колокольчиковых. Во время этой войны, когда опасно даже выходить в город, он ежедневно был на работе и вместе с З. И. Адзинба собрал весь рассеянный по разным отделам Сухумского ботанического сада и Дендрария им. Смецкого, гибнущий из-за плохого хранения гербарий, объединил его, систематизировал, обновил этикетки и обложки, увеличив тем самым общий гербарий отдела в 2 раза. Вместе с З. И. Адзинба и С. Д. Агрба он спас библиотеку Ботанического сада, когда в здание попала бомба. Сразу же после войны он

[1] Подробно о научной деятельности А. А. Колаковского до 1988 г. см.: Бот. журн. 1967. Т. 52. № 3. С. 434—438; 1988. Т. 73. № 5. С. 742—744.

пересмотрел весь гербарий колхидской флоры и внес коррективы в определения в соответствии с последними систематическими ревизиями различных семейств и родов. Одновременно он постоянно консультирует экологическую инспекцию Абхазии. Особо следует отметить то, что А. А. за всю грузино-абхазскую войну ни разу не пал духом и как тогда, так и сейчас в условиях блокады своим прнмером и работоспособностью поддерживает своих сотрудников.

В заключение поздравляем Альфреда Алексеевича со славным юбилеем и желаем ему здоровья и новых достижений в познании мира растений, которому посвящена вся его жизнь.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. А. КОЛАКОВСКОГО[2]

1988

К истории рода Симфиандра (колокольчиковые) // Сообщ. АН ГССР. Т. 129. № 1. С. 141—144.

1989

Александр Альфонсович Гроссгейм (к 100-летию со дня рождения, 1888—1988) // Бот. журн. Т. 74. № 1. С. 124—127.

Анализ эндемизма флоры Кавказа // Сообщ. АН ГССР. Т. 135. № 3. С. 621—624.

Распространение и экология эндемичных кавказских родов колокольчиковых // Сообщ. АН ГССР. Т. 134. № 2. С. 381—384.

1990

Горные литофитные стации — арена эволюции монотипных родов колокольчиковых и геснериевых // Сообщ. АН ГССР. Т. 140. № 3. С. 577—580. (Совместно с З. И. Адзинба).

Новые данные в морфологии цветка и плода колокольчиковых // Сообщ. АН ГССР. Т. 139. № 2. С. 381—383.

Флористические находки в Абхазии // Бот. журн. Т. 75. № 10. С. 1452—1456. (Совместно с З. И. Адзинба, С. М. Читанава).

Эндемизм флоры восточно-евразийского крыла Средиземногорной области // Сообщ. АН ГССР. Т. 138. № 2. С. 365—368.

1991

Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси: Мецниереба. 175 с.

Принципы флористического районирования Северного полушария // Проблемы флористики и систематики растений Кавказа. Тез. докл. Всесоюз. конф. молодых ученых (1—5 апреля 1991 г.). Сухуми. С. 3—4.

Средиземногорная область — ареиа эволюции цветковых в Северном полушарии // Сообщ. АН ГССР. Т. 141. № 1. С. 157—160.

1993

Горные системы Западной Евразии как крупиейший цеитр эволюции колокольчиковых // Бюл. ГБС. № 168. С. 44—47.

1994

Конспект системы семейства *Campanulaceae* Старого Света // Бот. журн. Т. 79. № 1. С. 109—124.

[2] Продолжение; начало списка см.: Бот. журн. 1967. Т. 52. № 3. С. 438—441; 1988. Т. 73. № 5. С. 744—746.

1995

Новости флоры Абхазии. Сухуми. 38 с. (Совместно с З. И. Адзинба, С. М. Читанава).

Семейство колокольчиковых. М. 92 с.

Ботаническнй институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Инстнтут ботаникн
АН Республнки Абхазия
Сухуми

Получено 10 XI 1995

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582(470.12)

Н. И. Орлова. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения / Отв. ред. С. К. Черепанов. СПб, 1993. 262 с. (Тр. Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Т. 77. Вып. 3)

S. S. IKONNIKOV. *N. I. ORLOVA*. SINOPSIS OF THE FLORA OF VOLOGDA REGION. HIGHER PLANTS. 1993

В рецензируемой монографии впервые дан полный список флоры Вологодской обл., составленный на основе анализа обширных сборов за последние 150 лет. Выяснено, что во флоре области насчитывается 1022 вида высших растений, относящихся к 439 родам и 107 семействам.

В морфологии содержится ряд разделов. Уже по «Введению» (с. 4—7) мы имеем возможность составить общее представление о флоре на основании сводной таблицы семейств с указанием числа родов и видов в них. Хорошо изложен и проиллюстрирован раздел «Краткая история изучения флоры Вологодской области» (с. 7—16), в котором приведен материал об использовании флоры области начиная с XVIII в. (экспедиция академика И. И. Лепехина, 1771 г.) до наших дней. Особенно ценны три картосхемы маршрутов флористических исследований (с 1837 до 1986 г.), позволяющие судить о степени флористической изученности территории.

Основную часть работы составляет собственно «Конспект флоры Вологодской области» (с. 17—208). Каждый вид обстоятельно охарактеризован таксономически: приведены источник первоописания, базионим, процитированы основные литературные источники (кроме «Флоры СССР» и «Flora Europaea», использованы указания по флоре смежных областей). У всех видов значками обозначена жизненная форма, отмечены периоды цветения и плодоношения, охарактеризованы местообитания, указаны районы местонахождения вида и степень его встречаемости. Ценной является ареалогическая характеристика вида. Для каждого вида, помимо латинского названия, указано русское.

Для ряда видов даны примечания, где поясняется точка зрения автора на объем того или иного вида.

В конце работы помещены необходимые указатели (с. 208—261) условных обозначений и сокращений слов в тексте, сокращений названий административных районов области, алфавитный указатель русских и латинских названий семейств, родов и видов растений, а также обширный список литературы.

Монография хорошо оформлена полиграфически и напечатана на хорошей бумаге.

Следует отметить твердую редакторскую руку С. К. Черепанова, улучшившего план изложения конспекта.

Отмечая четкую последовательность в цитировании литературных источников в таксономическом абзаце и наличие списка специальных сокращений (с. 209), следует обратить внимание на отсутствие в этом списке довольно часто используемой коллективной работы «Определитель высших растений северо-запада европейской части РСФСР» (1981); в тексте таксономического абзаца дано сокращение «Опред. высш. раст.».

Проанализировав монографию Н. И. Орловой в целом, отметим, что флористика

России обогатилась ценным трудом, позволяющим глубже постигнуть флору Вологодской обл. Это тот конспект, который по своей конструкции вполне отвечает современным научным требованиям. В заключение пожелаем автору монографии Н. И. Орловой успешного продолжения работы и завершения следующей большой книги — «Определителя высших растений Вологодской области».

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 I 1995

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 581.5

ДЕНЬ ПАМЯТИ НИКОЛАЯ ИВАНОВИЧА КУЗНЕЦОВА (1864—1932) В ТАРТУ

Ya. PAAL, T. OYA. THE DAY OF MEMORY OF NIKOLAY IVANOVICH KUZNETSOV (1864—1932) IN TARTU

17 ноября 1994 г. в Тарту, в Историческом музее Тартуского университета (ТУ), проводился памятный день, посвященный 130-летию со дня рождения профессора Н. И. Кузнецова, работавшего в Тартуском (Юрьевском) университете с 1895 по 1915 г. 100-летию Н. И. Кузнецова была посвящена Всесоюзная научная конференция в 1964 г.

Была организована также небольшая выставка, на которой экспонировались учебники ботаники, написанные Н. И. Кузнецовым, всемирно известная серия «Труды Ботанического сада Императорского Юрьевского университета», основанная Кузнецовым и выходившая до 1915 г., издания «Флоры Кавказа», а также материалы, связанные с его научной деятельностью.

Участников конференции кратким вступительным словом приветствовал декан биолого-географического факультета профессор Т. Маиметс. Присутствовало более пятидесяти человек, особенно радовал большой интерес, проявленный к этому мероприятию молодежью.

Программа дня была разделена на две части — историческую и научную. В первой (исторической) части дня были заслушаны доклады, посвященные жизни и деятельности Н. И. Кузнецова (**А. Ляэнелайд** «Основные этапы биографии Н. И. Кузнецова и „Флора Кавказа"», **Л. Конго** «Об организаторской деятельиости Н. И. Кузиецова», **Э. Кукк** «Учебные экскурсии под руководством Н. И. Кузнецова в окрестностях г. Тарту»).

В подтверждение преемственности ботанической науки в Тартуском университете во второй (научной) части дня слово было предоставлено молодым ученым Института ботаники и экологии ТУ. Были заслушаны доклады **А. Ааи** «О вертикальном распределении азота в некоторых растительных сообществах», **М. Моора** «Влияние арбускулярной микоризы на сосуществование некоторых видов луговых растений», **М. Лехт** «Таксономическое разнообразие *Potentilla*», **М. Пяртель** «Почему эстонские альвары так богаты видами?» и **А. Сааг** «О систематике и филогенезе центрариоидных лишайников».

Иститут ботаники и экологии
Тартуского университета
Эстоиия

Получено 29 XI 1994

УДК 582.35 : 061.3

«Pteridophyte symposium 95. Pteridology in Perspective» (17—21 июля 1995 г., Лондон)[1]

N. I. SHORINA. «PTERIDOPHYTE SYMPOSIUM 95. PTERIDOLOGY IN PERSPECTIVE» (JULY 17—21 1995, LONDON)

Международный птеридологический симпозиум проходил с 17 по 21 июля 1995 г. в Королевском ботаническому саду Кью. Его организовали Ботанический сад Кью и Лондонский музей естественной истории при участии Лондонского линнеевского общества, Королевского сада в Эдинбурге, Британского общества птеридологов, Международной ассоциации птеридологов и Общества систематиков. Главным координатором был проф. R. J. Johns, работающий в Гербарии Ботанического сада Кью.

Симпозиум был посвящен памяти крупного птерндолога XX в. проф. R. E. Holttum (1895—1990) в связи со 100-летием со дня его рождения. R. E. Holttum более 50 лет проработал в Ботаническом саду Кью, участвовал в ботанических экспедициях во многих районах земного шара, в особениости в тропиках Азии. Помимо папоротников, он занимался и другими группами растений, его перу принадлежат монографии, посвященные флоре Малайзии, бамбукам Нового Света, сравнительной морфологии имбирных и др.

Симпозиум привлек внимание широкой научной общественности: в нем участвовали более 160 ботаников из 38 стран. К открытию симпозиума были изданы тезисы 53 устных и 60 стендовых докладов. Оргкомитет планирует к концу 1996 г. опубликовать том с материалами симпозиума.

В программу симпозиума были включены разные аспекты современной птеридологии — эволюционный, таксономический, экологический, морфологический, биохимический и др. Количественно явно преобладали доклады, посвященные флоре, биоразнообразию и охране папоротников в разных регионах, и прежде всего в тропиках. Для рассмотрения этих вопросов, а также проблемы концепции семейств у папоротников было отведено 2 дня работы симпозиума. Из оставшихся 3 дней 1-й был занят докладами о филогении и эволюции папоротников и родственных групп, 2-й — докладами об экологии папоротников в природной обстановке, наконец, 3-й (последний день заседаний) был посвящен концепции вида и специализации.

Симпозиум открыл директор Ботанического сада Кью проф. **Ghillean Prance,** обратившийся к участникам с приветствием. Затем проф. **W. T. Stearn** (Великобритания) поделился воспоминаниями о R. E. Holttum, а **M. Price** (США) проанализировал творческий путь этого выдающегося ботаника.

Серия сообщений по биоразнообразию папоротников началась докладом **M. Roos** (Нидерланды) о трудностях выявления флористического богатства папоротников как в отдельных регионах, так и во всем мире из-за недостаточной разработанности таксономии и номенклатуры этой группы растений. **B. Parris** (Новая Зеландия) охарактеризовала состав папоротников в разных типах лесов Малайзии, Молуккских о-вов и Новой Зеландии. **D. Darnaedi** (Индонезия) и **M. Kato** (Япония) проанализировали флору папоротников национального парка Геде-Рангранг на Западной Яве, **C. Sanchez** (Куба) — видовое разнообразие рода *Hymenophyllum* на Больших Антильских о-вах, **S. Nampy** и **P. V. Madhusoodanan** (Индия) — биоразнообразие папоротников и родственных групп в индийском штате Керала. **R. Moran** (Дания) показал значимость высокогорий Чоко в Колумбии и Эквадоре как важной фитогеографической границы, влияющей на распределение папоротников в Центральной и

[1] В 1995 г. мне посчастливилось участвовать в работе Международного птеридологического симпозиума, благодаря тому что расходы на поездку взял на себя оргкомитет. Поскольку я была единственным представителем России на этом симпозиуме, я сочла своим долгом подготовить материалы о его работе для «Ботанического журнала». Надеюсь, что эта информация представит интерес для отечественных ботаников. — *Н. Ш.*

Южной Америке. **C. Homphries** (Великобритания) и **J. C. M. Saiz** (Испания) продемонстрировали разнообразие папоротников на Иберийском п-ове и Балеарских о-вах. **G. Unwin** (Австралия) сообщил о проблемах охраны *Dicksonia antarctica* в связи с выращиваннем этого вида в коммерческих целях (для изготовления сувениров). В заключение 1-го дня работы симпозиума **A. C. Jermy** (Великобритания) осветил проблемы создания «Красной книги папоротникообразных», обратив внимание на неразработанность критериев разных категорий редкости в этой группе растений. 2-й день заседаний начался с сообщения **I. Comeau** (Тринидад) об эндемичных, редких и нуждающихся в охране папоротниках Тринидада и Тобаго. **A. Dyer** и **S. Lindsay** (Великобритания) на примере некоторых редких видов Британии и эндемиков Канарских о-вов показали значение почвенного банка спор для реинтродукции папоротников и самоподдержания их природных популяций. **M. Gibby** (Великобритания) продемонстрировала генетическую вариабельность природных популяций гаметофитов и спорофитов у *Trichomanes speciosum* (*Hymenophyllaceae*) в Западной Европе и подчеркнула различия в экологии и географических ареалах разных поколений, в результате чего ареал гаметофитов оказался шире, чем у спорофитов. **E. Hennipman** (Ннидерланды) рассмотрел проблему классификации и выделения семейств у лептоспорангиатных папоротников, оценив ее как лидирующую в современной птеридологии. **P. Wolf** (США) рассказал о современных подходах к выделению семейств папоротников с учетом новейших данных о составе ДНК и представлений о сложных генах. **J. Pahnke, V. Goremykin** и **W. Martin** (Германия) осветили молекулярные аспекты эволюции папоротников, основанные на аналнзе геномов ядер и ДНК хлоропластов. **D. S. Conant, L. A. Raubeson, D. A. Attowood** и **D. B. Stein** (США) продемонстрировали эволюционные ряды циатейных, построенные с учетом структуры ДНК и данных о последовательности генов. **P. Hovenkamp** (Нидерланды) на примере разработки системы *Polypodiaceae* Старого Света критически оценил возможности компьютерной техники для использования методов современной кладистики. **M. Kato** (Япония) и **D. Darnaedi** (Индонезия) предложили новую таксономнческую обработку рода *Oleandropsis* (*Polypodiaceae*), основанную на признаках морфологии корневищ и структуры стелы. **H. Schneider** (Швейцария) убедительно показал большие перспективы сравнительной анатомии корней для выявления признаков, которые могут быть использованы в разработке классификаций и установлении родственных связей папоротников.

Серия докладов о филогении папоротников и родственных групп открылась обзором **M. E. Collinson** (Великобритания) о новых находках ископаемых форм, близких современным семействам *Polypodiophyte,* включая данные об ископаемых спорах, химическом составе и ультраструктуре их стенок. Докладчик отметила большие трудности в установлении филогенетических связей современных семейств папоротников из-за так называемого «кайнозойского хиатуса», т. е. отсутствия палеоматериалов, датируемых кайнозоем. Тем не менее в связи со значительным пополнением палеоботанических сведений в последние десятилетия требуется критическое переосмысление современных систем полиподиевых папоротников. **G. W. Rothwell** (США) остановился на вопросе о палеоботанических доказательствах энергичных филогенетических радиаций у *Pteridophyte* s. l. (включая риниевые и плауны), неоднократно происходивших в разные геологические эпохи и периоды. Кладистический анализ подтверждает естественность выделения *Pteridophyte* s. l., однако в отдельных филумах этой группы синапоморфий сравнительно немного. Автор склоняется к выводам о монофилетическом происхождении как равно-, так и разноспоровых папоротников и о третичном возрасте большинства современных семейств, которые обнаруживают многочисленные параллелизмы. **R. M. Bateman** (Великобритания) критически рассмотрел современные представления о филогении *Lycophyta,* привлекая новые подходы (в частности, кладистический анализ), молекулярные данные и подчеркивая своеобразие этой группы, проявляющееся в педоморфозах (*Isoetes, Phylloglossum*), в наличии органов неясной морфологической природы (ризоморфы) и других признаков. **D. W. Stevenson** и **H. Loconte** (США) на основе

кладистического анализа 69 семейств сосудистых споровых разработали схему филогенетических связей *Polypodiophyte* и родственных групп, включая плауны, ужовниковые, мараттиевые, осмундовые. *Polypodiophyte* разделены на порядки, из которых 3 (глейхениевые, схизейные и циатейные) соответствуют средним, а 2 (полиподиевые и птерисовые) — высшим (т. е. эволюционно наиболее продвинутым) филумам. Сообщение **J. Galtier** (Франция) было посвящено морфологии и эволюционному значению палеозойских папоротников.

По морфологии и анатомии папоротников были заслушаны 4 доклада: **R. Imaichi, M. Kato** и **J. Takiguchi** (Япония) — об организации апексов и нерегулярном боковом ветвлении корневищ у *Psilotum*; **J. Duckett** (Великобритания) и **R. Ligrone** (Италия) — о результатах сравнительного изучения ультраструктуры пластид у *Lycopodium, Ophioglossum, Gleichenia, Hymenophyllum, Pteridium* и *Ceratopteris*; **B. M. Parkinson** (ЮАР) — о влиянии стенки спорангия на ход спорогенеза и химизм оболочки спор; **E. Pangua** и **B. Vega** (Испания) — о результатах сравнительного изучения морфогенеза гаметофитов у *Cosetinia, Anogramma* (*Hemionitidaceae*) и *Cheilanthes* (*Sinopteridaceae*).

Доклады об экологии папоротников в природных местах обитания начались с сообщения **E. Scheffield** (Великобритания) о распространении и прорастании спор, развитии гаметофитов и молодых спорофитов в естественных местах обитания в Англии. Докладчик подчеркнула крайне слабую изученность биологии спорового размножения в природе. У ряда видов папоротников доказано существование почвенного банка спор, описан морфогенез гаметофитов и показан высокий процент гибели ювенильных спорофитов, что служит основным регулятором плотности природных популяций. **L. B. Leon** и **R. I. Kenneth** (США) доложили о закономерностях географического распределения и эндемизме папоротников в Перу; **A. Poulsen** (Дания) и **H. Tuomisto** (Финляндия) проанализировали влияние эдафических факторов на распределение неотропических папоротников как на всем Южно-Американском континенте, так и в отдельных его регионах (в частности, на Амазонской низменности). **F. Rumsey** и **E. Scheffield** (Великобритания) сообщили о новых фактах существования гаметофитов, независимых от спорофитов, у *Trichomanes speciosum* (*Hymenophyllaceae*), обитающего на территории Англии. Эти факты авторы объясняют более узкой экологической амплитудой спорофитов по сравнению с гаметофитами, следствием чего является высокий процент гибели ювенильных спорофитов. **J. Schneller** и **R. Holderegger** (Швейцария) продемонстрировали генетическую вариабельность популяций *Asplenium ruta-muraria* в Швейцарии с учетом состава изоферментов, определенных методом электрофореза. **M. A. Kordofani** (Судан) рассказал об экологических адаптациях, в том числе в анатомии вай и чешуй, у видов рода *Asplenium* в разных местах обитания в Судане; **A. Giers, T. Heiser** и **W. Bennert** (Германия) показали зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности у 3 видов рода плаун; **I. Watanabe** (Япония) сообщил о филогенетических, биохимических и биологических (связанных с размножением) аспектах симбиоза *Azolla—Anabaena*; **A. Moteetee** (Лесото), **J. Duckett** (Великобритания) и **A. Ressel** (Норвегия) — о микоризе папоротников Лесото (Южная Африка); **S. Lindsay** и **A. Dyer** (Великобритания) — о результатах наблюдений за динамикой возрастного состава и процессами фертилизации в популяциях гаметофитов у 4 видов папоротников в течение двух вегетационных сезонов в природных местообитаниях Шотландии; **L. Zapfack** и **A. Nkongmeneck** (Камерун), **M. Lowman** (США) — о специфике состава папоротников-эпифитов в зависимости от видовой принадлежности деревьев-форофитов во влажных тропических лесах Камеруна.

На заключительном заседании симпозиума были заслушаны 5 докладов. **C. Haufler** (США) изложил концепцию вида и специализации у папоротников, которая основана на представлении о двух этапах процесса видообразования. На первом этапе происходит первичная дивергенция, связанная с географической, экологической и генетической изоляцией, на втором — сетчатая эволюция, вызванная увеличением плоидности и гибридизацией. **I. Vogel, M. Gibby** и **J. Barrett** (Великобритания)

продемонстрировали полифилетическое происхождение представителей рода *Asplenium*, встречающихся в Европе, и показали, что в формировании видовых комплексов большую роль сыграли процессы поли- и аллоплоидии в геномах ядер и хлоропластов. **N. Murakami** (Япония) представил критический обзор таксономии и филогенетических связей видов секции *Hymenoasplenium*, основанный на анализе морфологических, экологических, цитологических и биохимических признаков. По мнению докладчика, эта секция занимает центральное положение иа филогенетическом древе рода. **S. Pajaron** (Испания) сообщил о результатах изучения состава изоферментов в популяциях *Asplenium foreziense* и родственных таксонов. **J. Burrows** (ЮАР) доложила о видовом разнообразии рода *Ophioglossum* в южной части Центральной Африки и уточнила таксономию африканских видов *Ophioglossum*.

© *Н. И. Шорина*

Московский педагогический государственный университет

Получено 29 XI 1994

ВНИМАНИЮ АВТОРОВ!

С 1 января 1996 г., согласно новому Международному кодексу ботанической номенклатуры (Токийскому, 1994 г.), для действительного обнародования иовых названий ископаемых растений **необходимо приводить их описание или диагноз на латинском или английском языке.**

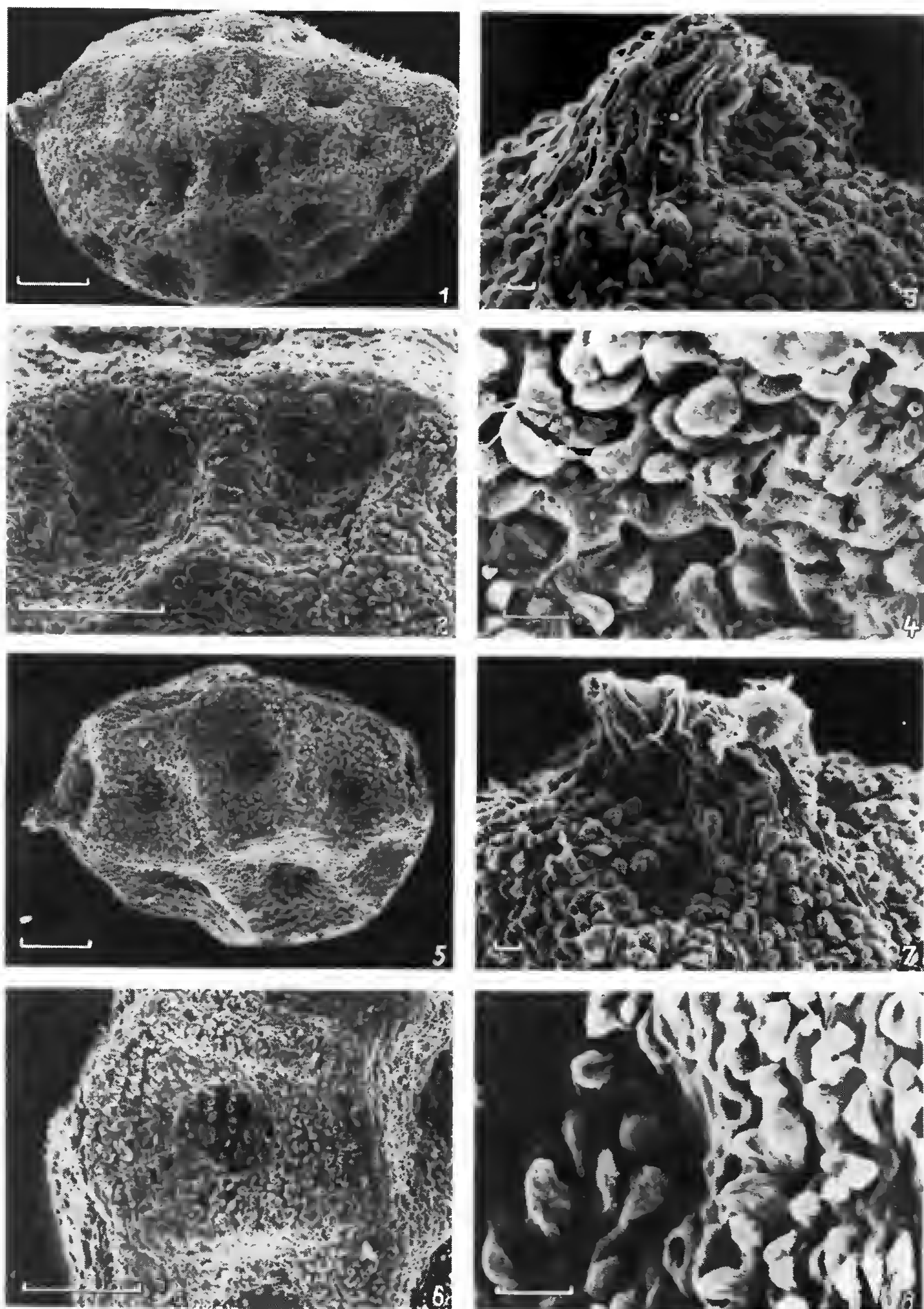


Таблица. Семена *Carlemannia congesta* (*1—4*) и *C. griffithii* (*5—8*).

1, 5 — общий вид семени с латеральной стороны; *2, 6* — детали первичной поверхности семени (вид ячеек — экзотестальных клеток семенной кожуры); *3, 7* — детали поверхности семени в районе рубчика; *4, 8* — вторичная скульптура поверхности семени (микрорельеф наружной кутикулы, *8* — микрорельеф кутикулы в ячейке: справа — на боковой конической поверхности, слева — в заглубленной части, где кутикулярные микропапиллы более редкие). Масштабная линейка: *1, 2, 5, 6* — 100; *3, 4, 7, 8* — 10 мкм.

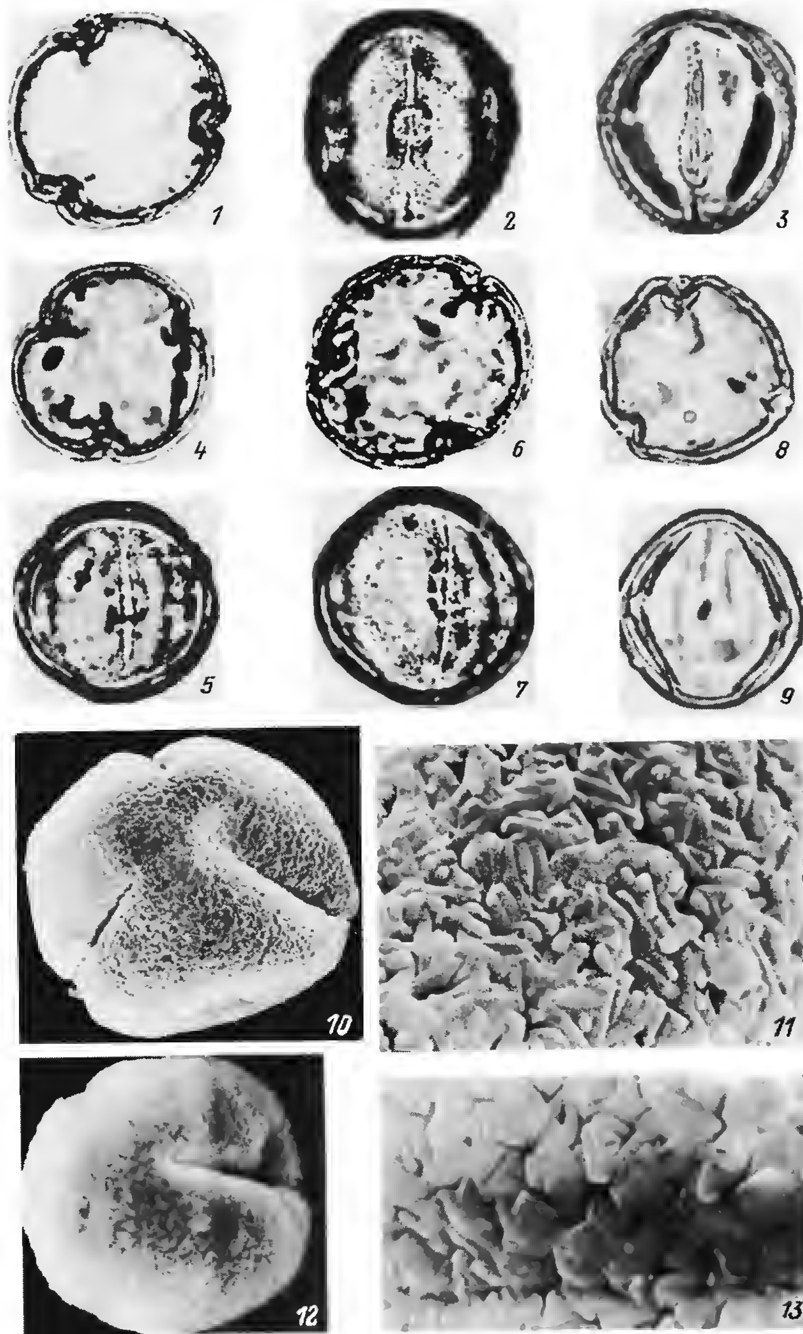
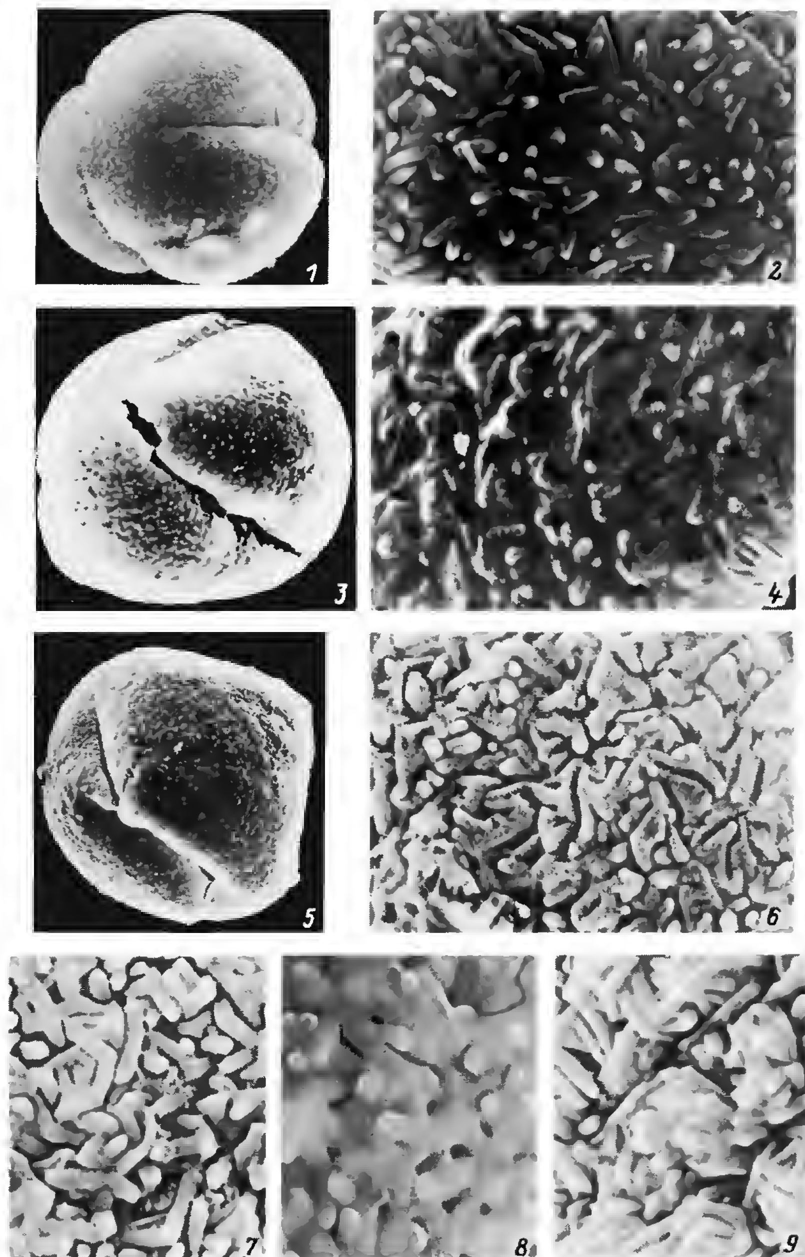


Таблица I.

1, 2 — *Fagus* cf. *tenella* Pan., полярная и экваториальная проекции, СМ, × 1000; *3* — *F.* cf. *miocenica*, экваториальная проекция, СМ, × 1000; *4, 5* — *F. kuprianoviae*, полярная и экваториальная проекции, СМ, × 1000; *6, 7* — *F. coalita*, полярная и экваториальная проекции, СМ, × 1000; *8, 9* — *Fagus* sp. A, полярная и экваториальная проекции, СМ, × 1000; *10* — *F.* cf. *tenella*, общий вид, СЭМ, × 2000; *11* — *F.* cf. *tenella*, скульптура поверхности экзины, СЭМ, × 10 000; *12* — *F.* cf. *miocenica*, общий вид, СЭМ, × 2000; *13* — *F.* cf. *miocenica*, скульптура поверхности экзины, СЭМ, × 10 000.



Таблнца II.

Fagus kuprianoviae: *1* — общий вид, СЭМ, × 2000; *2* — скульптура поверхности экзины, СЭМ, × 10 000; *F. coalita*: *3* — общнй внд, СЭМ, × 2000; *4* — скульптура поверхности экзины, СЭМ, × 10 000; *Fagus* sp. A: *5* — общий вид, СЭМ, × 2000; *6* — скульптура поверхностн экзины, СЭМ, × 10 000; *7* — *F. orientalis*, скульптура поверхности экзины, СЭМ, × 10 000; *8* — *F. americana*, скульптура поверхиости экзнны, СЭМ, × 10 000; *9* — *F. longipetiolata*, скульптура поверхностн экзины, СЭМ, × 10 000.

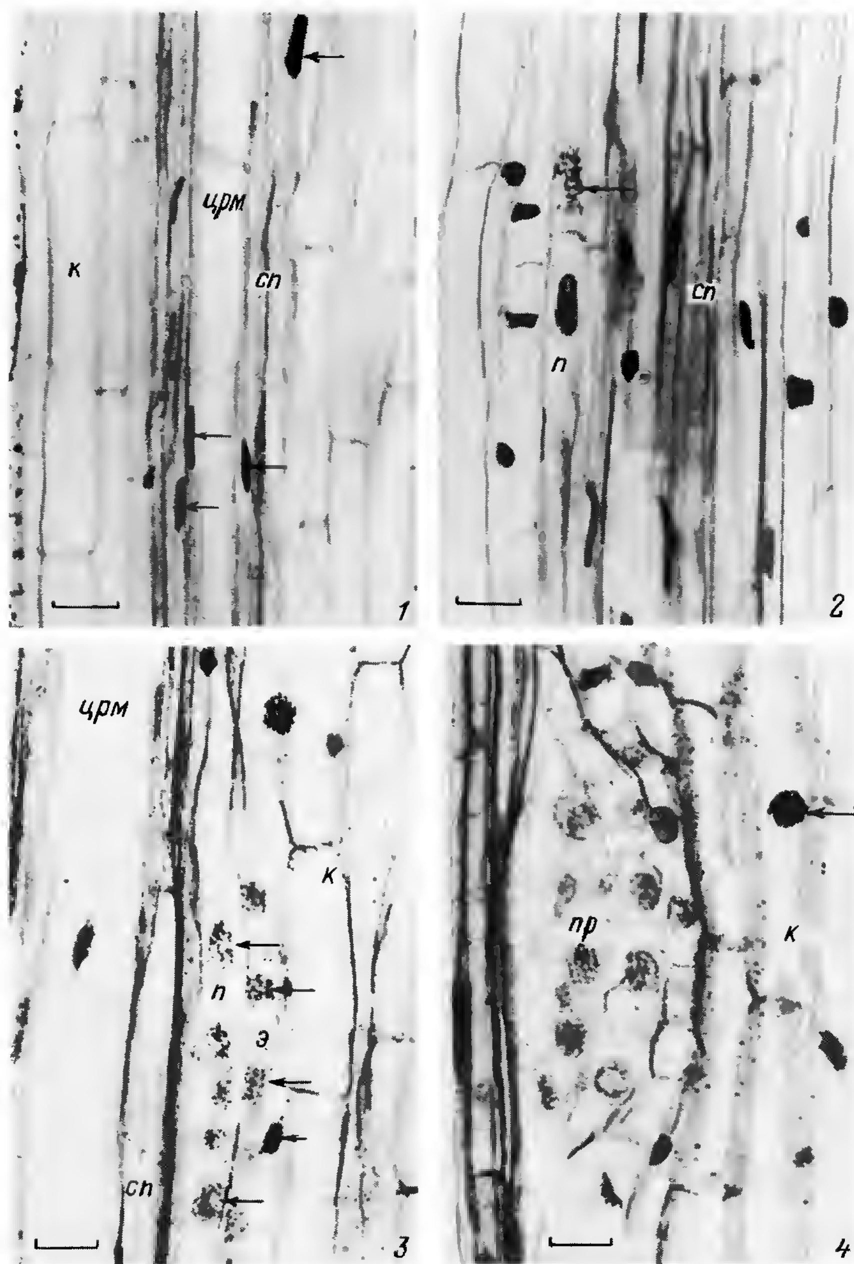


Таблица. Продольные срезы главного корня 6-дневных проростков *Triticum aestivum* на различном удалении от кончика.

1 — автограф участка корня на удалении 8 мм от кончика (стрелками обозначены меченые (синтезирующие ДНК) ядра в стелярной паренхиме); *2* — участок корня на удалении 15 мм от кончика (стрелкой обозначена делящаяся клетка в перицикле во время инициации бокового корня); *3* — автограф участка корня на удалении 20 мм от кончика (стрелками обозначены меченые клетки эндодермы и перицикла); *4* — автограф участка корня на удалении 25 мм от кончика, примордий бокового корня на ранней стадии развития (стрелкой показана клетка коры, синтезирующая ДНК). *к* — первичная кора, *п* — перицикл, *пр* — примордий бокового корня, *сп* — стелярная паренхима, *црм* — центральный ряд метаксилемы, *э* — эндодерма. Масштабная линейка: *1* — 40; *2—4* — 30 мкм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1996. VOL. 81. N 5) Page

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1996. Т. 81. № 5) Стр.

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1996. Т. 81. № 5. С. 1—112.